

**Die Funktion der Analflossenflecke
bei *Haplochromis*-Arten**

**Untersuchungen an *H. elegans* TREWAVAS 1933
(Pisces, Cichlidae).**

Eva Maria Hert



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554605_0021

Die Funktion der Analflossenflecke bei *Haplochromis*-Arten.
Untersuchungen an *H. elegans* TREWAVAS 1933 (Pisces, Cichlidae).

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie der
Ludwig-Maximilian-Universität
München

vorgelegt von
Eva Maria Hert

Seewiesen, Februar 1987

1. Berichterstatter: Prof.W.Wickler

2. Berichterstatter: Prof.F.Huber

Tag der mündlichen Prüfung: 17.3.87

INHALTSVERZEICHNIS

1. EINLEITUNG

1.1. Allgemeines über das Verhalten der Cichliden

1.2. WICKLERS Eiattrappenhypothese

1.3. Gegner der Eiattrappenhypothese

1.4. Eigener Arbeitsansatz

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Versuchstier

2.1.1. Taxonomie

2.1.2. Allgemeine Biologie

2.2. Ökologie

2.3. Haltungsbedingungen

2.4. Zucht

2.5. Allgemeine Methoden

2.5.1. Messen

2.5.2. Wiegen

2.5.3. Markieren

2.5.4. Betäuben

2.5.5. Brutende Weibchen erkennen und Eier aus dem Maul entfernen

2.5.6. Weibchen- und Männchengrößen zu Versuchsbeginn

2.5.7. Wasserkreislauf in den Versuchsbecken

2.5.8. Datenaufnahme und Auswertung

2.6. Spezielle Methoden

2.6.1. Gefrierbrand

2.6.2. Mikroskopische Untersuchung der Eientwicklung

2.6.3. "Vaterschaftsnachweis" mit Hilfe von Sandkörnern

3. ERGEBNISSE

3.1. Vorkommen der Analflossenflecke

3.2. Untersuchungen zur Morphologie und Funktion der Eiflecke in der Ontogenese

3.2.1. Fragestellungen

3.2.2. Methoden zur Ontogenese-Untersuchung

3.2.3. Ergebnisse der Ontogenese-Untersuchung

3.2.3.1. Wann entstehen die Eiflecke in der Ontogenese?

3.2.3.2. Wie entstehen und wachsen die Eiflecke?

3.2.3.3. Wovon hängt der Zeitpunkt der Entstehung der Eiflecke ab?

3.2.3.4. Wachsen Fische, die schon Eiflecke haben, schneller oder langsamer als ihre Geschwister?

3.2.3.5. Wieviele Eiflecke entstehen im Laufe der Ontogenese und wie variiert ihre Anzahl innerhalb der Art?

3.2.4. Diskussion der Ontogenese-Untersuchungsergebnisse

3.3. Untersuchungen zur Funktion der Analflossenflecke

3.3.1. Vergleich der Befruchtungsraten von Männchen mit und ohne Eiflecken (Befruchtungsraten-Experiment)

3.3.1.1. Versuchsbeschreibung

3.3.1.2. Ergebnisse und Auswertung

3.3.1.3. Folgerung

3.3.2. Überprüfung der Eiproduktionsrate von Weibchen bei Männchen mit Flecken und ohne Flecke

3.3.2.1. Versuchsbeschreibung

3.3.2.2. Ergebnis

3.3.2.3. Folgerung

3.3.3. Wahlexperiment

3.3.3.1. Versuchsbeschreibung

3.3.3.2. Beschreibung der Videoüberwachung

3.3.3.3. Kriterien für die Auswertung der Videoaufzeichnungen

3.3.3.4. Ergebnis

3.3.3.5. Folgerung

3.3.4. Ortspräferenz der Weibchen

3.3.4.1. Versuchsbeschreibung

3.3.4.2. Ergebnis

3.3.4.3. Folgerung

3.3.5. Eifleck-Attrappen-Versuch

3.3.5.1. Versuchsbeschreibung

3.3.5.2. Ergebnis

3.3.5.3. Folgerung

3.3.6. Welche Rolle spielt die Körpergröße?

3.3.6.1. Versuchsbeschreibung

3.3.6.2. Ergebnis

3.3.6.3. Folgerung

3.3.7. Welche Rolle spielt die Balz?

3.3.7.1. Experimente mit einseitig verspiegelten Folien (Einwegfolien-Experimente)

3.3.7.1.1. Versuchsbeschreibung

3.3.7.1.2. Ergebnis

3.3.7.1.3. Folgerung

3.3.7.2. Experimente ohne Folie (Balz-Experimente)

3.3.7.2.1. Versuchsbeschreibung

3.3.7.2.2. Ergebnis

3.3.7.3. Zusammenfassende Folgerung

3.3.8. Weitere Hypothesen zur Funktion der Analflossenflecke und ihre Überprüfung

3.3.8.1. Überprüfung der Partner-Erkennungs-Hypothese

3.3.8.1.1. Versuchsbeschreibung

3.3.8.1.2. Ergebnis

3.3.8.1.3. Folgerung

3.3.8.2. Überprüfung der Hypothese des sexuellen Signals

3.3.8.2.1. Versuchsbeschreibung

3.3.8.2.2. Ergebnis

3.3.8.2.3. Folgerung

3.3.9. Wirkung von Flecken auf der Dorsalflosse

3.3.9.1. Versuchsbeschreibung

3.3.9.2. Ergebnis

3.3.9.3. Folgerung

3.3.10. Wirkung der Flecke auf Männchen

3.3.10.1. Versuchsbeschreibung

3.3.10.2. Ergebnisse

3.3.10.3. Folgerung

3.3.10.4. Diskussion über die Voraussagbarkeit des Gewinners von Männchen-Kämpfen

4. DISKUSSION

4.1. Stellungnahme zu WICKLERS Hypothese

4.2. Alternative Hypothesen

4.3. Freilandsituation

4.4. Die Rolle der Balz

4.5. Eigener hypothetischer Erklärungsansatz

5. ZUSAMMENFASSUNG

6. LITERATURVERZEICHNIS

7. DANKSAGUNG

1. EINLEITUNG

1.1. Allgemeines über das Verhalten der Cichliden

Nach der Art ihrer Brutpflege teilt man die Cichliden in zwei Gruppen, die Substrat- und die Maulbrüter ein. Eine genauere Einteilung macht WICKLER (1966), der zwischen Offen- und Verstecktblütern unterscheidet. Substratbrüter, die zu den Offenbrütern gehören, heften ihre Eier an eine Unterlage und betreuen die Brut meist gemeinsam, was den Paarzusammenhalt der Geschlechter erfordert. Die meisten Arten der Offenbrüter sind monogam und sexualmonomorph. Man sieht sie heute als die ursprüngliche Form an, von denen die Maulbrüter abstammen (WICKLER 1966; PETERS & BERNIS 1981).

Die Verstecktblüter, zu denen die Maulbrüter gehören, sind polygam und sexualdimorph. Maulbrüter nehmen ihre Eier oder Larven ins Maul und behalten sie dort bis zum Freischwimmen der Jungen. Die Maulbrutpflege übernimmt bei den meisten Arten das Weibchen allein (FRYER & ILES 1972). Die Aufgabenteilung zwischen den Geschlechtern führt einerseits zum Verlust der Paarbindung, die keinen Selektionsvorteil mehr bietet, und gleichzeitig geht diese Aufgabenteilung mit der Evolution eines Sexualdimorphismus einher. Eine besondere Ausprägung dieses Sexualdimorphismus sind die sogenannten "Eiflecke" oder "Eiattrappen", deren Funktion in dieser Arbeit näher untersucht wird.

Dabei handelt es sich um auffällige, gelbe, runde Flecke auf der Analflosse der Männchen. Sie sind unter den maulbrütenden Cichliden, besonders den Haplochromisartigen, weit verbreitet.

1.2. WICKLERS Eiattrappenhypothese

Zuerst wurden die Eiflecke von KIRCHSHOFER (1953) und FRYER (1959) in ihrem funktionellen Zusammenhang beschrieben. KIRCHSHOFER bemerkte als erste bei *Haplochromis desfontainesii* (eine Art, die sich später als identisch mit *H.burtoni* herausstellte), daß die gelben Flecke den Eiern dieser Art in Form und Farbe sehr ähnlich sind. Da sie den Weibchen während der Balz und des Abblaus auf der gespreizten Flosse des Männchens dargeboten werden, und außerdem die Weibchen während des Kreisens in der Laichgrube danach mit dem Maul schnappen, vermutete sie, daß es sich um Eiattrappen handeln könnte.

WICKLER (1962) hat in seiner Arbeit über die Entstehung von Auslösern eine theoretische Erklärung für die Analflossenflecke formuliert. Er beobachtete das Balz- und Abblausverhalten von drei Haplochromisarten: *H.multicolor* (heute *Pseudocrenilabrus multicolor*), *H.wingati* und *H.burtoni*. Er bestätigte die von KIRCHSHOFER geäußerte Vermutung. Die gelben Flecke der Afterflosse werden bei allen drei Arten dem Weibchen während der Balz und des Abblaus dargeboten. Die Art und Weise, wie dies geschieht, ließen unterschiedlich hoch differenzierte Entwicklungsstufen der Spezialisierung zur Maulbrutpflege erkennen. *H.multicolor* stellt eine primitive Form dar, während *H.wingati* und *H.burtoni* höhere Entwicklungsstufen repräsentieren. Diese Entwicklungsreihe spiegelte sich nicht nur im Verhalten der drei Arten wieder, sondern auch in der unterschiedlichen morphologischen Differenzierung der Analflossenflecke. Die Form und Farbe der Flecke stimmte außerdem sehr gut mit den Eiern der jeweiligen Art überein.

Nach WICKLER sind die Flecke Auslöser, die im Dienste der innerartlichen Verständigung aus einem ursprünglichen Perlfleckmuster entstanden sind. Die Maulbrüterweibchen haben schon während der Balz Eiaufnahmetendenz und deshalb wurde der Auslöser auf Eiähnlichkeit selektiert. Die Eiattrappen können als ein Beispiel für innerartliche Mimikry angesehen werden und haben doppelte Funktion: Zum einen dienen sie der Anlockung von Weibchen, zum anderen auch der Maximierung der Befruchtungsrate. Die letztgenannte Funktion erklärt sich aus der im angenommenen Entwicklungsgang immer schnelleren Eiaufnahme der Weibchen gleich nach dem Ablaichen. Im Artenvergleich konnte WICKLER zeigen, daß höher spezialisierte Maulbrüterweibchen zunehmende Tendenz zeigen, die einzelnen Eiportionen sofort ins Maul zu nehmen, möglicherweise noch ehe das Männchen sie besamen kann. Ein Teil der Eier würde also erst im Maul befruchtet. Die Analflossenflecke hätten die Aufgabe, das Weibchen zur Spermienaufnahme zu bewegen, indem sie durch ihre Attrappenwirkung das Weibchen in die Nähe der Genitalpapille lockten. Während sie die vermeintlichen Eier aufsammeln will, würden die Spermien abgegeben und könnten ins Maul gelangen.

Zwei neuere Arbeiten von MROWKA (1987a, b) erhellen WICKLERS Hypothese. In der einen konnte er nachweisen, daß bei *Pseudocrenilabrus multicolor* tatsächlich mehr als die Hälfte der Eier (mindestens 63.7%) im Maul des Weibchens befruchtet werden. Die andere Arbeit erklärt den Selektionsdruck auf schnellere Eiaufnahme. Bei *P. multicolor* sind die Eier sehr starkem innerartlichen Raubfeinddruck durch andere Weibchen ausgesetzt. Eiähnliche Strukturen gibt es auch bei den Genitalanhängen der

Tilapia-Arten (heute *Sarotherodon*), die nach WICKLER die gleiche Eiattrappenwirkung haben. Das gilt auch für die Flecke auf verlängerten Bauchflossen einiger südamerikanischer Gattungen. Nach WICKLERs Hypothese wurde die Eiattrappenidee auch von anderen Autoren aufgegriffen. VIERKE (1976) meint Eiattrappen im Mundwinkel der hoch spezialisierten, südamerikanischen Maulbrüterart *Geophagus steindachneri* entdeckt zu haben.

Ebenfalls Eiattrappenwirkung sollen die gelben Verdickungen an den Spitzen der Dorsalflossenstrahlen haben, die bei brütenden Männchen der Gattungen *Percina* und *Etheostoma* (Fam. *Percinae*) auftreten. Bei diesen nicht maulbrütenden Fischen dienen sie dazu, den bei verschiedenen Männchen brütenden Weibchen das Vorhandensein von bereits abgelegten Eiern anderer Weibchen vorzutäuschen. Dadurch erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, daß die Weibchen ein weiteres Gelege dazulegen (PAGE & SWAFFORD 1984).

1.3. Gegner der Eiattrappenhypothese

AXELROD & BURGESS (1976) wiesen WICKLERs Hypothese zurück und schlugen vor, die Eiflecke nur im Dienste der Erkennung des arteigenen Geschlechtspartners zu sehen. Bei ihren Freilandbeobachtungen im Malawi- und Tanganyikasee wären die Eiflecke der Männchen schon von Weitem sichtbar und oft das Einzige gewesen, das von den Fischen zu sehen war. Arten mit Eiflecken hätten eine dunklere Grundfärbung und suchten zum Ablachen immer dunkle Verstecke auf. Deshalb müßten sich die Männchen durch die Flecke den vorüberschwimmenden Weibchen als ihre arteigenen Geschlechtspartner zu erkennen geben. Heller gefärbte Arten laichten nicht in

Verstecken und hätten auch keine Eiflecke. Diese Behauptung trifft aber nicht für die Tropheusarten zu, die unter Steinen laichen und keine Eiflecke haben.

JACKSON & RIBBINK (1975), die ebenfalls im Freiland am Malawisee arbeiteten, unterstützten die Erkennungshypothese. Gegen die Attrappenhypothese spräche, daß bei vielen Arten Attrappen und Eier nicht gut zusammenpaßten.

Diese Freilandbeobachtungen können die Eiattrappenhypothese nicht widerlegen. Ob die Ursache der Anziehungswirkung auf Weibchen in der Arterkennung zu sehen ist, muß geprüft werden.

Gerade diese Anziehungswirkung der Eiflecke bestreitet aber BRICHARD (1980). Er meint die Attrappen von *Ophthalmochromis*-, *Simochromis*- und *Petrochromis*-Arten spielten im Balzverhalten und nicht speziell beim Anlocken von Weibchen eine Rolle, wobei unklar bleibt, welche Rolle sie dann spielen sollten. BRICHARD hält auch die Attrappe für unnötig, da Weibchen nicht zu den Spermien mittels optischer Signale gelockt werden müßten. Sie könnten sie am Geruch erkennen. Auch dies spricht natürlich nicht gegen eine zusätzlich verstärkende optische Signalwirkung durch Eiattrappen.

WICKLERS Eiattrappenhypothese geht davon aus, daß die Weibchen, denen die Eiattrappen geboten werden, schon während der Balz Eiaufnahme-Intention haben. Wie sonst könnten sie durch die Eiattrappen angelockt werden. Diese Voraussetzung trifft nach BARTMANN (1968) und MROWKA (1982) nicht zu. Nach BARTMANN (1968) "klinkt" die Eiaufnahmebereitschaft erst nach der Eiablage ein. MROWKA (1982) konnte bei *P. multicolor* zeigen, daß bei den Weibchen die Bereitschaft, die Eier im Maul zu behalten, erst kurz vor der

Eiablage entstand.

Dennoch besteht die Möglichkeit, daß das Signal ursprünglich als Eiattrappe funktioniert hat, inzwischen aber eine von der Eiattrappe unabhängige Bedeutung hat (Ritualisierung). Dies wäre im Artenvergleich zu untersuchen.

1.4. Eigener Arbeitsansatz

Nach eingehender Literatursichtung stellte sich heraus, daß eine experimentelle Untersuchung zur Funktion der Eiflecke bisher völlig fehlt.

Ausgehend von der Eiattrappenhypothese wurde experimentell geprüft, ob die Befruchtung der Eier durch die Eiattrappen maximiert wird. Danach sollten Männchen mit Eiflecken bessere Befruchter sein als ihre Artgenossen, denen die Flecke künstlich entfernt wurden.

Außerdem wurde geprüft, ob dieses Signal schon während der Balz eine attraktive Wirkung auf Weibchen hat. Wenn das der Fall wäre, müßten Männchen mit Flecken häufiger von Weibchen gewählt werden.

Danach wurden alternative Hypothesen zur Funktion der Eiflecke aufgestellt und ebenfalls experimentell überprüft.

Im Vorfeld dieser Experimente und parallel dazu wurden außerdem Untersuchungen zur Ontogenese und zum Vorkommen der Eiflecke gemacht.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Versuchstier

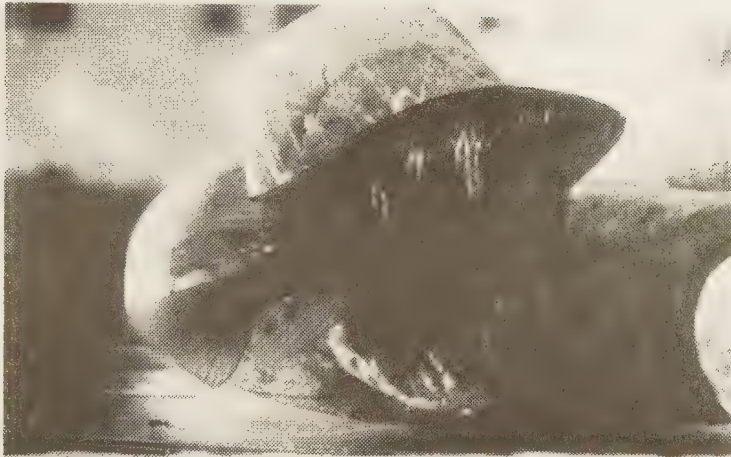


Abb. 1: *Haplochromis elegans* Männchen.

Die Untersuchungen wurden mit der Art *Haplochromis elegans* durchgeführt. Die ersten 15 Exemplare (3 mm, 12 ww), von denen alle Versuchstiere abstammen, wurden mir freundlicherweise von Prof. Baerends aus Groningen überlassen. Ursprünglich stammten sie von Wildfängen ab, die Prof. Barel aus Leiden Mitte der 70er Jahre im Rahmen des HEST (Haplochromis Ethology Survey Team) -Projekts nach Holland brachte (pers. Mitteilung).

2.1.1. Taxonomie

Haplochromis elegans wurde von TREWAVAS 1933 erstmals beschrieben und von GREENWOOD 1973 revidiert, wobei sich GREENWOOD auf Lake

George Exemplare beschränkt. Die Art hat große Ähnlichkeit mit *H.aeneocolor*, die auch im gleichen Habitat vorkommt. Eine genaue morphologische Beschreibung gibt GREENWOOD (1973). Seit einer erneuten Revision (GREENWOOD 1981) wird die Art der Gattung *Astatotilapia* zugeordnet. Im Folgenden wird sie in dieser Arbeit aus Gründen der größeren Popularität des alten Namens weiterhin mit *Haplochromis* angesprochen.

2.1.2. Allgemeine Biologie

H.elegans ist ein Maulbrüter im weiblichen Geschlecht d.h. die Weibchen übernehmen gleich nach der Eiablage allein die Brutpflege in ihrem Maul. Die Eier werden bis zum Freischwimmen der Jungen, etwa 14 Tage lang, erbrütet. Während dieser Zeit fressen die Weibchen nicht.

Wie nahezu alle maulbrütenden Cichlidenarten ist auch *H.elegans* polygyn. Die Männchen bilden Territorien, die gegen andere Männchen und nicht ablaichbereite Weibchen verteidigt werden. Meist im Zentrum des Territoriums legen sie eine Laichgrube an, indem sie mit dem Maul Sand von einer Stelle aufnehmen und in einem Kreis um diese Stelle ausspucken. Der Durchmesser eines solchen Kraters beträgt ca. 20 - 25 cm. Während der Balz nehmen die Männchen eine für diesen Kontext typische Körperfärbung an (GREENWOOD 1973). Sie gleicht sehr stark der Färbung, die in aggressiven Auseinandersetzungen auftritt. Auch das Balzverhalten der Männchen enthält viele agonistische Elemente. Beim Versuch, ein ablaichberechtigtes Weibchen in die Laichgrube zu locken, kommt es immer wieder vor, daß das Weibchen, wenn es nicht nachfolgt, angegriffen und verjagt wird. Diese

Verhaltensweisen sind typisch für die Balz von polygynen, maulbrütenden Cichliden.

Im Freiland wird *H. elegans* bis 73 mm groß, wobei die Weibchen etwas größer werden sollen als die Männchen (GREENWOOD 1973). Im Gegensatz dazu wurden im Aquarium immer die Männchen größer. Dieser Befund stimmt mit allen bekannten *Haplochromis*-Arten überein. Deshalb ist der im Freiland gefundene Größendimorphismus wahrscheinlich ein Artefakt, das auf die geringe Stichprobengröße zurückgeht.

Die Geschlechter sind auch bezüglich der Körperfärbung dimorph.

Balzaktive Männchen haben eine dunkelblaue bis schwarze Grundfärbung, die Bauchflossen sind tiefschwarz und die Eiflecke in der Analflosse treten leuchtend gelb hervor. Nicht balzende Männchen sind den Weibchen in der Grundfärbung sehr ähnlich, können aber anhand der Eiflecke eindeutig von Weibchen unterschieden werden. Weibchen haben eine gelblich-weiße Grundfärbung mit gelblich-grünen Flossen. Sie zeigen keine typische Balzfärbung. Auch sie haben einige "Eiflecke", jedoch sind diese viel kleiner und unauffälliger als bei den Männchen. Genaue Beschreibung der Färbungen findet man bei GREENWOOD (1973).

Über den Zeitpunkt der Geschlechtsreife ist nichts bekannt. Im Aquarium waren die kleinsten brütenden Weibchen 41 mm (mit 10 Larven), 43 mm (mit 7 Jungen), 43 mm (mit 9 Eiern) und 47 mm (mit 10 Jungen). Die Geschlechtsreife der Männchen fällt möglicherweise mit der Entstehung des ersten Eiflecks zusammen.

2.2. Ökologie

H. elegans ist in Lake George und Lake Edward endemisch. Diese beiden kleineren ostafrikanischen Seen sind durch den 25 km langen Kazinga-Kanal verbunden. Noch vor 3600 Jahren war Lake George ein Teil des Lake Edward. Heute hält Lake George, trotz seiner geringen Oberfläche (250 qkm) und geringen Tiefe (im Mittel 2.5 m), durch die Kanalverbindung ein sehr stabiles hydrologisches Gleichgewicht. Es gibt im See nahezu keinerlei saisonale Veränderungen, wobei unter anderem auch die äquatoriale Lage stabilisierend wirkt.

Lake George ist bezüglich seiner Limnologie und Ichthyologie einer der am besten untersuchten ostafrikanischen Seen (DUNN 1972; GREENWOOD 1973; VINER & SMITH 1973; GWAHABA 1975; GREENWOOD 1976).

Die Entstehung des Sees wird auf das späte Mittel-Pleistozän geschätzt (VINER & SMITH 1973). Er liegt in 914 m Höhe, umringt von den bis zu 5000 m hohen Ruwenzori Bergen, von deren Flüssen er gespeist wird.

Eine Besonderheit dieses Biotops ist die enorm hohe relative Biomasse (95%) an blaugrünen Algen (GREENWOOD 1976). Die Algendichte und zudem die jährliche Produktion an anorganischen Phosphor- und Stickstoffverbindungen durch Zooplankton führen in diesem See zu einem sehr hohen Grad an Eutrophierung.

Eine Konsequenz davon sind die schlechten Sichtverhältnisse. Die euphotische Zone beträgt in Seemitte nur 32 cm. Der Seeboden besteht zum größten Teil aus organischem Schlamm, in Ufernähe aus Sand mit Papyrusbeständen.

Die Fischfauna des Sees dominieren die Cichliden, v.a. der Gattung *Haplochromis*. Den größten Anteil der Gesamtfischmasse machen die

beiden algenfressenden Cichlidenarten *Haplochromis nigripinnis* und *Tilapia nilotica* aus. Zahlenmäßig sind die Arten *H. nigripinnis* und *H. angustifrons* am häufigsten vertreten. Abgesehen von *H. squamipinnis*, einem Piscivor, der bis zu 25 cm lang werden kann, sind alle *Haplochromis*-Arten kleiner als 12 cm (GREENWOOD 1976). In Küstennähe gibt es weitaus mehr verschiedene Fischarten als in der zentralen Region des Sees. Außerdem ist hier die höchste Fischdichte zu finden. Dies ist zum einen auf die große Verschiedenheit an Mikrohabitaten in der Uferregion zurückzuführen, zum anderen darauf, daß alle *Haplochromis*-Arten unabhängig von ihrer Nahrungsspezifikation oder ihrem Habitat in Küstennähe brüten und dort auch die Jungfische heranwachsen. Die Adulttiere von *H. elegans* wurden in Regionen bis maximal 100 m vom Ufer entfernt gefangen (GWAHABA 1975). Diese Art ist besonders häufig über Sandböden mit Papyrusbestand anzutreffen. Ihre Hauptnahrung sind Chironomidenlarven.

2.3. Haltungsbedingungen

Während des gesamten Versuchszeitraumes wurden die Fische in einem 12-Stunden Tag/Nacht-Rhythmus mit je viertelstündiger Dämmerphase gehalten. Die Beleuchtung bestand aus einer 40 Watt Leuchtstoffröhre, die in 10 cm Abstand über dem Becken angebracht war. Die meisten Versuche wurden in Becken mit einem Volumen von 400 l durchgeführt, die mit Biolangsamfiltern in getrennten Filterkammern gefiltert und mit einzelnen Heizstäben beheizt wurden. Alle Becken waren mit feinem Quarzsand ca. 3 cm hoch ausgestreut.

Als Strukturelemente dienten in der Regel halbierte Blumentöpfe aus Ton. Spezielle Einrichtungsgegenstände werden bei den einzelnen Versuchen beschrieben.

Außer Algen gab es keinerlei pflanzlichen Bewuchs. Zur Aufzucht der Jungfische wurden 30 l Becken benutzt, die ebenfalls über Biolangsamfilter unabhängig voneinander gefiltert wurden.

Die Wasserwerte in den Becken waren nach folgenden Richtwerten eingestellt:

Leitfähigkeit: 500 - 800 mS

pH : 7.5 - 8.5

Karbonathärte: 4 - 10 Grad dH

Gesamthärte : 15 - 20 Grad dH

Die Temperatur wurde zwischen 27 und 30 °C konstant gehalten.

Die Fische wurden einmal täglich gegen 12 Uhr mittags gefüttert, und zwar abwechselnd mit Trockenfutter-Flocken, getrockneten Mückenlarven, Tubifex (im Winter) oder Daphnien und Copepoden (im Sommer).

Einmal wöchentlich wurde dem Trockenfutter Lugol'sche Lösung zugefügt, um Schilddrüsenerkrankungen vorzubeugen.

2.4. Zucht

Die Zucht ging von einer Population von 12 Weibchen und 3 Männchen aus, die in einem 300 l Becken gehalten wurden. Die brütenden Weibchen wurden herausgefangen und in 30 l Becken isoliert, bis die Jungfische aus dem Maul entlassen wurden. Für die nächsten drei bis vier Tage blieben die Weibchen und Jungfische zusammen. In dieser Zeit wurden die Jungen noch häufig ins Maul zurückgenommen, wenn sie erschreckt wurden. Blieben die Weibchen länger als vier Tage mit den Jungen in einem Becken, begannen sie, diese zu fressen.

Die mittlere Brütdauer der Weibchen betrug bei einer Temperatur von 27 - 28 °C 13.5 Tage ($s = 2.07$, $N = 7$). Die Anzahl entlassener Jungen schwankte zwischen 5 und 45, im Mittel waren es 25 ($s = 12.8$, $N = 16$).

Nach einer Brut benötigten die Weibchen 2 - 3 Wochen, bevor sie erneut brüteten.

Die Jungen blieben für die nächsten 4 - 6 Monate in den 30 l Becken. In jedes dieser Becken wurde ein halbierter Blumentopf und ein Bruchstück eines Waben-Ziegelsteines eingestellt. Die Röhren des Ziegelsteins waren geeignete Unterschlupfe für die Jungfische. Folgende Maßnahmen dienten dazu, das Wachstum der Fische zu maximieren: In regelmäßigen Abständen wurden die Geschwistergruppen in immer kleinere Gruppen aufgeteilt, wobei immer die größeren Fische von den kleineren getrennt wurden. Die Temperatur war auf 29 - 30 °C eingestellt. Die Wasserwerte wurden jede Woche überprüft und regelmäßig alle 3 Tage wurde ein Drittel des Beckenwassers mit Leitungswasser und deionisiertem Wasser ausgetauscht. Die Jungfische erhielten spezielles Aufzuchtfutter, das ihrer jeweiligen Größe

angepaßt war.

Neben *H. elegans* wurden noch zwei weitere *Haplochromis*-Arten, *H. squamulatus* und *H. squamipinnis*, die ebenfalls in Lake George endemisch sind, gezüchtet. Sie unterschieden sich weder in der Brüttdauer noch in der Anzahl der entlassenen Jungen von *H. elegans*. Die Daten im Artenvergleich sind in Tabelle 1 dargestellt.

H. elegans

H. squamulatus

H. squamipinnis

1. Brüttdauer in Tagen

11 - 17	12 - 21	12 - 15
$\bar{x} = 13.6$	$\bar{x} = 16.4$	$\bar{x} = 13.6$
$s = 2.1$	$s = 3.2$	$s = 1.5$
$N = 7$	$N = 9$	$N = 3$

2. Anzahl Junge pro Brut

5 - 45	3 - 25	7 - 50
$\bar{x} = 25.2$	$\bar{x} = 14.2$	$\bar{x} = 28.6$
$s = 12.8$	$s = 5.6$	$s = 15.5$
$N = 16$	$N = 14$	$N = 8$

Tabelle 1: Artenvergleiche für 1. Brüttdauer und 2. Bruterfolg von 3 untersuchten *Haplochromis*-Arten.

2.5. Allgemeine Methoden

2.5.1. Messen

Zum Messen wurde ein Fisch möglichst gerade auf ein Stück Vliespapier gelegt und die Länge von der Maulspitze bis zum Schwanzflossenansatz (= Standardlänge SL) auf einem Lineal abgelesen. Alle Längenangaben in dieser Arbeit beziehen sich auf dieses Maß.

2.5.2. Wiegen

Die Fische wurden 1 - 3 Stunden nach dem Füttern mit einer Waage (Firma Mettler, Meßgenauigkeit 0.01 g) gewogen. Wassertropfen auf der Körperoberfläche des Fisches wurden vorher mit Vliespapier entfernt. Brütende Weibchen wurden nach Entfernung der Eier aus dem Maul gewogen.

2.5.3. Markieren

Zum individuellen Markieren wurde der Vitalfarbstoff Alzianblau in die Schuppentasche injiziert (TABORSKY 1982). Nach einer Woche mußte bei den meisten Fischen die Markierung erneuert werden, da sie schon sehr stark verblaßt war.

2.5.4. Betäuben

Zum Photographieren und für den Gefrierbrand war es nötig, die Fische vorher zu betäuben. Dies geschah mit dem Betäubungsmittel MS 222 (Methantricainsulfonat) (McFARLAND 1960; BELL 1964), das in wässriger Lösung in einer Konzentration von 0.34 mM/l nach 3 - 10 min Expositionszeit (je nach Fischgewicht), eine völlige Betäubung der Fische bewirkte. Die Tiere erholten sich sehr rasch von dieser Behandlung. Schon nach 15 min konnten keine auffälligen Störungen im Schwimmverhalten mehr beobachtet werden.

2.5.5. Brütende Weibchen erkennen und Eier aus dem Maul entfernen

Brütende Weibchen sind zum einen am mehr oder weniger deutlich ausgebeulten Mundboden und zum anderen daran zu erkennen, daß sie nichts fressen. Sie sind in der Regel auch leicht zu fangen, da sie sich etwas schwerfälliger bewegen als nicht brütende Weibchen. Zum Entfernen der Eier wurden sie kopfüber in eine kleine Schale gehalten. Dann wurde mit einer Pinzette das Maul geöffnet, so daß die Eier aus dem Maul herausfielen. Wenn nötig erfolgte mit einer Pipette eine kurze Nachspülung, die die Eier hinter den Kiemendeckeln austrieb. Einmal täglich wurden nach 12 Uhr während des Fütterns alle Versuchsbecken kontrolliert, ob brütende Weibchen vorhanden waren. Diese Weibchen wurden herausgefangen, die Eier aus dem Maul entfernt

und die Weibchen gemessen und gewogen.

2.5.6. Weibchen- und Männchen-Größen zu Versuchsbeginn

In allen Experimenten wurden, sofern keine anderen Angaben gemacht werden, Weibchen und Männchen so ausgewählt, daß sie jeweils untereinander möglichst gleich groß waren. Die Standardabweichungen der Mittelwerte gingen über 3 mm nicht hinaus. Die Männchen wurden immer größer gewählt als die Weibchen.

2.5.7. Wasserkreislauf in den Versuchsbecken

In keinem Versuchsbecken, die mit PVC-Trennscheiben halbiert wurden, waren die Wasserkreisläufe getrennt, denn die Beckenhälften hatten eine gemeinsame Filterkammer. So wurden also die Weibchen eines Versuchs unter konstanten Bedingungen gehalten, auch wenn sie zwischen den Männchen ausgetauscht wurden.

2.5.8. Datenaufnahme und Auswertung

Der größte Teil der Datenaufnahme bestand aus Zählen, Messen und Wiegen. Hinzu kommen einige qualitative Verhaltensbeobachtungen, sowie Videoaufzeichnungen, die an gegebener Stelle erläutert werden. Die Daten wurden mit Hilfe eines kleinen Rechners (Epson HX20) nach einfachen statistischen Verfahren (SIEGEL 1956; SOKAL & ROHLF 1981) ausgewertet. Angaben über das jeweilige Verfahren werden im Ergebnisteil gemacht.

2.6. Spezielle Methoden

2.6.1. Gefrierbrand

Um die Wirkung der Eiflecke zu untersuchen, mußten Männchen getestet werden, die solche Flecke nicht hatten.

Drei Möglichkeiten sie künstlich zu entfernen, wurden erprobt:

Übermalen mit verschiedenen Farbstoffen bzw. Einfärben der ganzen Analflosse und Ausbleichen des Fleckenpigments.

Mit den üblichen Vitalfarbstoffen Alzianblau und Neutralrot, die als hoch konzentrierter Farbbrei mit einem Spatel auf die Flosse aufgebracht wurden, konnte keine deckende, haltbare Farbschicht auf der Afterflosse erzeugt werden. Auch mit dem Proteinfarbstoff Coumassie-Blau wurde die Flosse nicht ausreichend dunkel eingefärbt. Ein Ausbleichversuch mit Wasserstoffsuperoxid erwies sich als ungeeignet, da dieser Stoff die Flosse sehr stark beschädigte. Schließlich wurde der Gefrierbrand mit Trockeneis als geeignete Methode entdeckt.

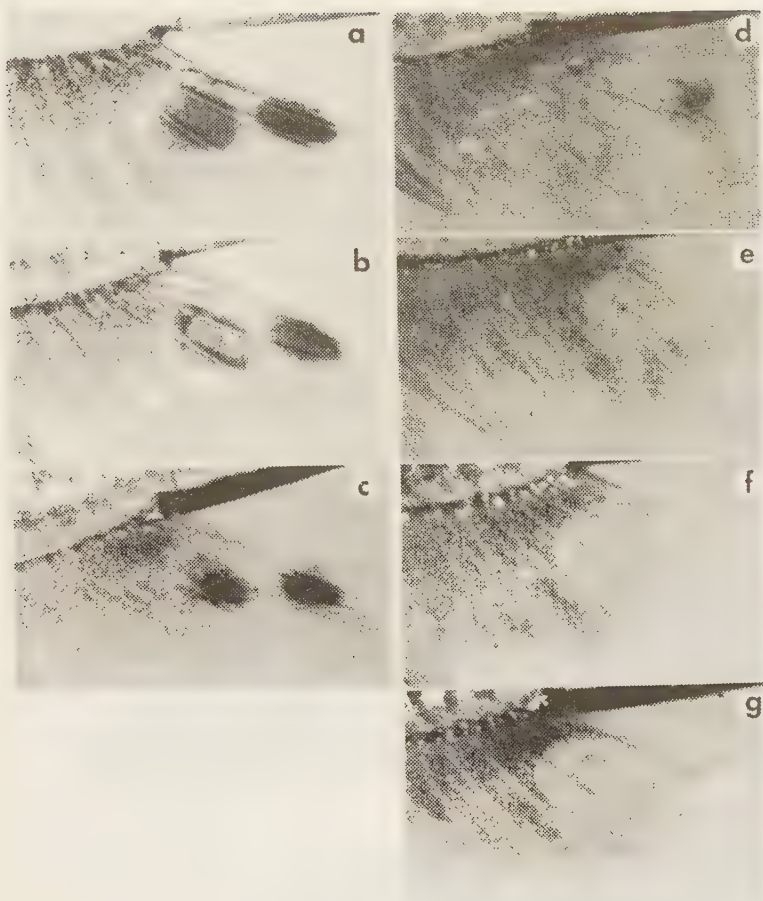
Diese Methode, die die gezielte Auslöschung von Pigmenten ermöglicht, ist in der Säugetierliteratur schon seit langem bekannt (FARRELL et al. 1966; HADOW 1972; FARRELL & JOHNSTON 1973; LAZARUS & ROWE 1975; ROOD & NELLIS 1980; FRANKLIN & ELABSY 1985; MASHKIN 1985). Da sie meines Wissens noch nicht bei Fischen angewendet wurde, habe ich dieses Verfahren, das auch der Fischmarkierung dienen könnte, veröffentlicht (HERT 1986).

Für die Behandlung wurden die Männchen mit MS 222 betäubt. Dann wurden Trockeneisstücke (= Kohlendioxid -78 °C) mit einem Bleistiftspitzer zu einem Kegel geformt, so daß die Spitze in etwa

die Größe eines Eiflecks hatte. Die Spitze wurde dann vorsichtig so lange auf den Eifleck aufgedrückt, bis dieser und das Gewebe in seiner unmittelbaren Umgebung gerade eben gefroren war. Bei zu langer Aufbringung starb das Gewebe ab, und der Fisch verlor einen Teil seiner Afterflosse.

Die so behandelten Fische wurden ins Aquarium zurückgesetzt und für die nächsten Wochen beobachtet und photographiert (Tafel Ia - g). Unmittelbar nach dem Gefrierbrand konnte keine Veränderung des Pigments beobachtet werden (Tafel Ib). Nach 2 - 3 Tagen jedoch, begannen die gelben Pigmente (= Lipophoren) an der Peripherie des Fleckes zu verschwinden (Tafel Ic). Dieser Prozess schritt in den nächsten Tagen immer weiter voran (Tafel Id - f), bis nach 10 bis 12 Tagen kein gelbes Pigment mehr sichtbar war. Nach weiteren 10 Tagen begannen die Flecke zu regenerieren (Tafel Ig), bis sie schließlich nach mehreren Wochen in ihrer ursprünglichen Farbe und Größe, wenn auch nicht unbedingt an ihrem ursprünglichen Ort wiederentstanden. Regeneration wurde jedoch nur bei solchen Tieren beobachtet, deren Pigmente nicht vollständig ausgelöscht wurden, d.h. bei denen ein schmaler Pigmentrand vom Gefrierbrand ausgespart blieb.

Diejenigen Männchen, die ihre Flecken behalten sollten, wurden einem Gefrierbrand auf der Schwanzflosse unterzogen, damit allen Fischen in einem Test die gleiche Behandlung zukam.



Tafel I: Analflosse eines *H. elegans* Männchens nach dem Gefrierbrand.
 (a) vorher, (b) unmittelbar danach, (c) nach 2 Tagen, (d) nach 6
 Tagen, (e) nach 10 Tagen, (f) nach 20 Tagen, (g) nach 30 Tagen,
 Erläuterungen im Text.

2.6.2. Mikroskopische Untersuchung der Eientwicklung

Da die Wirkung der Eiflecke auf die Befruchtungsrate der Männchen untersucht werden sollte, mußten befruchtete von unbefruchteten Eiern unterschieden werden. Sie wurden dafür im Durchlichtmikroskop einzeln untersucht. Befruchtete Eier lassen am apikalen Pol schon innerhalb der ersten 2 Stunden nach der Befruchtung eine deutlich orange gefärbte Keimscheibe und erste Zellteilungsschritte erkennen (Abb. 2).

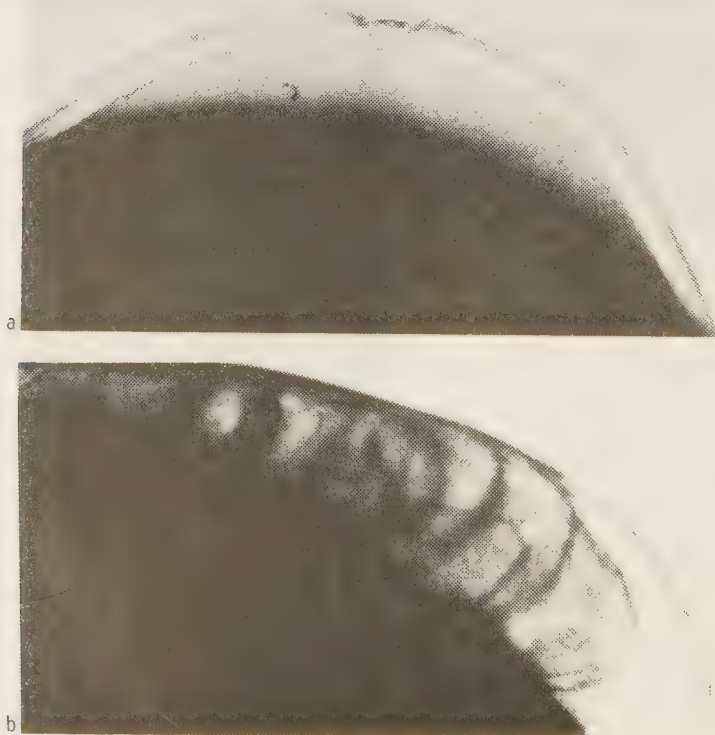


Abb. 2: Keimscheibe am apikalen Pol des Eies (a) ca. 1 Stunde, (b) ca. 3 Stunden nach der Befruchtung. Beide Eier stammen aus demselben Gelege.

BALON (1977) beschreibt sehr detailliert die Entwicklung von *Laboetropheus*-Eiern nach der Befruchtung. Danach sind unbefruchtete Eier am Fehlen des perivitellinen Raumes zwischen Eihülle und Dottermasse, sowie an der Form des Eies zu erkennen. Die gleichen Unterscheidungskriterien waren auch für meine Untersuchung maßgeblich.

Die Geschwindigkeit der Embryonalentwicklung ist sehr stark temperaturabhängig: Bei niedrigeren Temperaturen verläuft die Entwicklung langsamer. Erstaunlicherweise zeigte sich, daß innerhalb eines Geleges der Entwicklungsstand der einzelnen Eier sehr unterschiedlich sein kann. Einzelne Eier können bereits mehrere Zellteilungsschritte hinter sich haben, während andere gerade erst das 2-Zell-Stadium erreicht haben. Diese Unterschiede in der Entwicklung sind vermutlich auf Unterschiede in den Befruchtungszeitpunkten zurückzuführen. Das Weibchen legt die Eier in mehreren Portionen ab, wobei die erste und letzte Portion bis zu drei Stunden auseinander liegen können. Diese Zeitdifferenz entspricht sehr genau der Entwicklungsdifferenz.

Liegt die Befruchtung mehr als 12 Stunden zurück, so ist im Durchlichtmikroskop keine Keimscheibe mehr zu erkennen, da der Keim mit den epibolischen Bewegungen begonnen hat. Solche Eier konnten nicht ausgewertet werden. Mehr als 40 Stunden nach der Befruchtung hebt sich der Embryo deutlich von der Dottermasse ab. Nach 2 1/2 Tagen ist das Kreislaufsystem voll ausgebildet und ein rhythmischer Herzschlag zu beobachten. Gelege, die dieses Stadium bereits erreicht hatten, wurden nicht ausgewertet, da zu diesem Zeitpunkt sehr wahrscheinlich keine unbefruchteten Eier mehr vorhanden sind.

Sie werden entweder vom Weibchen gefressen oder ausgespuckt, möglicherweise aber auch passiv durch die Kiemen ausgespült. Nach MROWKA (1987a) kann das Weibchen des kleinen Maulbrüters *Pseudocrenilabrus multicolor* 3 - 4 Tage nach dem Ablaichen befruchtete von unbefruchteten Eiern unterscheiden und letztere selektiv verschlucken.

2.6.3. "Vaterschaftsnachweis" mit Hilfe von Sandkörnern

Beim Entfernen zahlreicher Gelege aus den Mäulern der Weibchen war aufgefallen, daß außer den Eiern auch immer einige Sandkörner aus dem Maul herausfielen. Unter 43 Gelegen, die daraufhin untersucht worden waren, befanden sich nur 2 ohne Sand. Es gab jedoch keine Korrelation zwischen Eizahl und Anzahl Sandkörner in einem Gelege ($N = 41$, $\bar{x} = 24.8$, $\bar{y} = 11.4$, $r = 0.302$, $p = \text{n.s.}$, zweiseitig). Die Anzahl Sandkörner korrelierte auch nicht mit der Weibchengröße. Nachdem sich dieses Phänomen herausstellte, wurde es ausgenutzt, um mit Hilfe von schwarzem und weißem Sand, der in je einer Beckenhälfte ausgestreut war, ohne größeren Aufwand festzustellen, mit welchem Männchen ein Weibchen gelaicht hatte.

Versuchsbeschreibung

In der rechten Beckenhälfte wurde schwarzer Sand aus Basaltgestein mit sehr unregelmäßigen und scharfkantigen Körnern von ca. 3 - 5 mm Korngröße ausgestreut. In der linken wurde der helle Quarzsand, der sich in allen Becken befand, mit relativ gleichmäßig runden Körnern von ca. 0.5 mm Durchmesser belassen. Durch Plexiglasscheiben wurden die beiden Sandsorten vom Boden des Beckens an scharf getrennt. Videoaufnahmen stellten sicher, daß die Weibchen den Sand an der Stelle aufnahmen, wo sie laichten, nämlich in der Laichgrube.

Ergebnis

Die Weibchen hatten entweder schwarzen oder weißen Sand im Maul. Es kam nie vor, daß beide Sorten in einem Gelege waren. Von den schwarzen Sandkörnern hatten sie signifikant weniger im Maul als von den weißen (Mann-Whitney U-Test: $z = 3.716$, $p < 0.001$, zweiseitig). In nur 2 von 15 Gelegen waren keine Sandkörner. In einem dieser Fälle hatte das Weibchen schon während des Herausfangens einen Teil

der Eier und möglicherweise auch die Sandkörner ausgespuckt.

Alle Fische nahmen, wenn sie sich über dem schwarzen Sandgrund aufhielten, eine dunklere Körperfärbung an. Der Wechsel von Hell nach Dunkel geschah innerhalb von 2 - 3 Sekunden. Der umgekehrte Wechsel von Dunkel nach Hell dauerte etwa doppelt so lange.

Es wurde keine Bevorzugung der Weibchen für eine Sandfarbe beobachtet. Auch das Balzverhalten der Männchen wurde durch die Sandfarbe nicht beeinträchtigt.

Diskussion

Das Phänomen der Sandaufnahme von Weibchen beim Abbläichen tritt auch bei anderen Arten auf. BAERENDS & BAERENDS-VAN-ROON (1950) beobachtete die Sandaufnahme von Maulbrüter-Weibchen vor dem Abbläichen; REINBOTH (1956) fand Kiesel in *Pseudocrenilabrus multicolor* Gelegen. Die Möglichkeit, daß die Weibchen den Sand mit den Eiern verwechseln, ist extrem unwahrscheinlich. Die weißen Körner sind wesentlich kleiner als die Eier, die schwarzen schon durch ihre Farbe und Form den Eiern in keiner Weise ähnlich und außerdem meist größer als die Eier.

Zwei Hypothesen zur Funktion dieser Sandaufnahme wurden aufgestellt:

1. Der Sand dient dazu, die Sauerstoffversorgung der Eier zu verbessern. Die Sandkörner lockern die dicht gepackten Eier im Maul des Weibchens auf und ermöglichen so einen besseren Wasserdurchfluß.
2. Der Sand hilft unbefruchtete Eier, die leicht verpilzen, zu zermahlen und so die Infektionsgefahr für befruchtete Eier zu vermindern. Da die unbefruchteten Eier keine feste Eihülle

ausbilden, könnten sie beim Umwälzen im Maul sehr leicht durch die Sandkörner zerrieben und durch die Kiemenspalten ausgespült werden. Durch ein Experiment in einem sandlosen Becken könnten die Hypothesen überprüft werden.

In ihrer natürlichen Umgebung leben diese Fische über Sandböden, nicht aber über Basaltsand.

3. ERGEBNISSE

3.1. Vorkommen der Analflossenflecke

Parallel zu den Experimenten wurde eine Kartei von Arten mit Analflossenflecken erstellt und versucht dieses Merkmal mit Form und Farbe der Eier, dem Lebensraum der Fische und der Brutweise zu korrelieren, sowie nach einem systematischen Kriterium gesucht, das die Arten mit Eiflecken untereinander verbindet.

Außer bei den meisten *Haplochromis*-Arten (vor der Revision durch GREENWOOD 1981) finden sich die Analflossenflecke auch bei einigen anderen afrikanischen Gattungen, z.B. den Mbuna des Malawi- und des Tanganyikasees.

Von 150 in der Literatur beschriebenen *Haplochromis* waren bei 130 Arten Angaben über die Analflossenflecke (dort häufig als ocelli bezeichnet) zu finden, oder auf Zeichnungen zu erkennen. Bei den südamerikanischen und asiatischen Arten gibt es keine solchen Eiflecke auf der Anals. Bei vielen Arten, sowohl aus der *Haplochromis*-Gruppe als auch aus anderen Gattungen, kommen die Eiflecke auch auf der Anals der Weibchen vor, jedoch sind sie dort viel unauffälliger und kleiner als bei den männlichen Artgenossen. Ausnahmen sind *H. macropsoides* (Lake George) und *H. pachycephalus* (Viktoriasee), bei denen auch die Weibchen auffallende Flecke haben sollen (GREENWOOD 1981, S. 531 und S. 289).

Die Flecke kommen bei einigen Arten außer auf der Anals, auch auf der Dorsalis und manchmal auch Caudalis vor. Jedoch gibt es kein Beispiel für Eiflecke ausschließlich auf der Rücken- oder Schwanzflosse. Die Dorsalflossenflecke sind in der Regel dunkler

gelb bis rötlich gefärbt und kleiner als die Analflossenflecke. Aber auch da sind in der Literatur Ausnahmefälle bekannt: *Labeotropheus fuelleborni* und *Pseudotropheus zebra*, zwei endemische Arten aus dem Malawi-See, tragen die der Anals entsprechende gelben Flecke auch auf der Dorsalis.

Eine Sonderstellung nehmen die Gattungen *Cunningtonia*, *Ophthalmochromis*, *Ophthalmotilapia* und *Cyatopharynx* ein, bei denen den Eiflecken sehr ähnliche, gelbe Anhängsel an den verlängerten Bauchflossen vorkommen.

Bei den Cichlidenarten mit ausschließlich männlicher Maulbrutpflege (z.B. *Tilapia macrocephala* und *Pelmatochromis guentheri*) und bei solchen, wo sich Männchen und Weibchen die Brutpflege teilen (*Tilapia galilaea* und *Geophagus jurupari*), findet man keine Eiflecke. Ebenso gibt es keine Substratbrüterart mit Eiflecken.

Leider waren in der Literatur kaum Angaben über Eigröße und -farbe und Eifleckgröße und -farbe oder Habitat der Fische enthalten, so daß sich keine vernünftigen Aussagen über eventuelle Zusammenhänge machen ließen. Die einzige eindeutige Korrelation bestand zwischen dem Vorhandensein von Eiflecken in der Analflosse der Männchen und der Maulbrütweise der Weibchen.

OLIVER (1984) gelang anhand der Eiflecken der *Haplochromis*-Arten eine systematische Einordnung dieser Gruppe. Danach sind die Malawi-Cichliden im Gegensatz zu REGAN's und TREWAVAS' Hypothese nicht monophyletischer Abstammung. Dies wurde an Literaturbeispielen bestätigt.

3.2. Untersuchungen zur Morphologie und Funktion der Eiflecke in der Ontogenese

3.2.1. Fragestellungen

Während der Aufzucht der Jungfische wurden Daten zur Entstehung der Eiflecke aufgenommen. Von 6 Individuen wurde diese Ontogenese photographisch dokumentiert. Folgende Fragestellungen lagen der Untersuchung zugrunde:

1. Wann entstehen die Eiflecke in der Ontogenese?
2. Wie entstehen und wachsen die Flecke?
3. Wovon ist der Zeitpunkt ihrer Entstehung abhängig?
4. Wachsen Fische, die schon Eiflecke haben, schneller oder langsamer als ihre Geschwister?
5. Wieviele Eiflecke entstehen im Laufe der Ontogenese, und wie variiert ihre Anzahl innerhalb der Art?

3.2.2. Methoden zur Ontogenese-Untersuchung

Während der Aufzucht wurden die Jungfische in 30 l Becken in unterschiedlich großen Geschwistergruppen gehalten. In jedem Becken befand sich ein halbmierter Blumentopf. Zwölf Becken mit Jungfischen wurden im Laufe der Zeit eingerichtet. Sobald bei einem der Jungfische das erste Anzeichen eines Eiflecks erkennbar war (s. Tafel II, III und IV), begannen die Messungen. Solche Fische wurden im Weiteren als Eifleckträger, alle anderen als Nicht-Eifleckträger bezeichnet. Diese Terminologie sollte Mißverständnisse bezüglich des Geschlechts der Jungfische vermeiden, denn während es sich bei den ersteren eindeutig um Männchen handelte, war das Geschlecht für letztere noch unbekannt.

Tabelle 2 gibt einen Überblick über die Dauer der einzelnen Versuche vom Zeitpunkt der ersten Messung an, sowie über die Anzahl Jungfische pro Becken. Da die Gruppen von Zeit zu Zeit halbiert wurden, um die Wachstumsgeschwindigkeit der Fische zu maximieren, war die Gruppengröße innerhalb des Meßzeitraums nicht immer konstant. In der Datenanalyse wurde dies berücksichtigt.

SP Nr.	Alter der Gruppe zu Beginn	Dauer des Versuchs in Tagen	Alter der Gruppe am Ende	Anzahl Fische Beginn	Anzahl Fische Ende	Anzahl EFT am Ende
1	137	15	152	7	7	1
2	106	46	152	13	6	3
3	93	15	108	6	6	2
4	90	30	120	4	4	1
5	85	55	140	11	11	4
6	75	68	143	15	6	4
7	82	29	111	8	8	3
8	84	27	111	11	8	3
9	82	29	111	12	6	5
10	90	31	121	16	7	4
11	95	57	152	6	6	1
12	103	50	153	10	6	2
$\bar{x} = 93.5$		37.6	131.2			
$s = 16.3$		17.1	19.0			
Bereich 75-137		15-68	108-153			

Tabelle 2: Überblick über die Dauer der Ontogenese-Versuche vom Zeitpunkt der ersten Messung an, sowie über die Anzahl der Fische in den einzelnen Versuchen (SP = Stichprobennummer, EFT = Eifleckträger).

Einmal wöchentlich wurden Körperlänge und Gewicht aller Fische eines Beckens gemessen. Außerdem wurde für die Eifleckträger die Größe und Form des Eiflecks schematisch aufgezeichnet, dessen Farbe protokolliert, sowie festgestellt, ob der Fleck von einem hyalinen Rand umgeben war. Eiflecke, die noch im Wachstum begriffen und unvollständig waren, wurden als halbe Flecke protokolliert. Auch die Farbe der Analflosse wurde notiert und schließlich festgestellt, ob der Eifleckträger territorial war. Verjagte der Eifleckträger andere Fische aus dem halbierten Blumentopf, wurde er als territorial bezeichnet.

Für alle Nicht-Eifleckträger wurden die Längen- und Gewichtsdaten von maximal 9 Individuen aufgenommen. Waren mehr als 9 Fische ohne

Flecke in einem Becken, so wurden nur 9 zufällig ausgewählte gemessen und gewogen. Bevor die Mittelwerte dieser Daten verglichen werden konnten, wurden sie auf Normalverteilung getestet (Kolmogoroff-Smirnoff-Test auf Normalverteilung). Es wurde in keinem Fall eine signifikante Abweichung von der Normalverteilung festgestellt.

Ein Beispiel für ein solches Protokoll gibt Abb. 3a, b.

Eifleck-Ontogenese H. elegans Raum Nr. 014 Becken Nr. 1
umgesetzt am 8.2. Raum Nr. 011 Becken Nr. IV

Datum	Alter in Tagen	Länge in mm	Gewicht in g	Eifleck - gröÙe - form - position	Eifleck - farbe - rand	Farbe der Analis	Territorial- verhalten	rel. Größe x-gröÙter im Becken	Anzahl Fische im Becken	Anzahl weitere Eifleck- träger
23. 1.	82	30	0.64		blass gelblich ohne Rand	hyalin	?	gleich groß wie ein zweiter	12	0
31. 1.	90	32	0.81		orange gut erkennb. Rand un- vollständ.	hyalin	ja	1.	12	0
7. 2.	97	34	0.84		orange Rand voll- ständig	hyalin distal leicht rötlich	ja	1.	12	1

Abb. 3: (a) Ausschnitt aus einem Protokoll der Entstehung und Entwicklung der Eiflecken im Laufe der Ontogenese eines Individuums aus Stichprobe 5 der Ontogenese-Untersuchung.

Eifleck-Ontogenese H.elegans
Vergleichsmessung

Raum Nr. 014

Becken Nr. 1

Datum		Fisch mit Eifleck	Fische ohne Eiflecke									$\bar{x} \pm s$ aller Fische ohne Eiflecke
23. 1.	mm	30	29	29	30	29	28	31	28	26	28	28.7 ± 1.4
	g	.64	.62	.55	.63	.63	.54	.72	.50	.42	.55	0.57 ± 0.08
31. 1.	mm	32	31	29	31	31	31	30	30	28	29	28.6 ± 1.4
	g	.81	.70	.62	.66	.75	.83	.65	.69	.58	.75	0.69 ± 0.07
7. 2.	mm	34	32	33	31	31	32	32	32	32	29	31.5 ± 1.1
	g	.84	.80	.81	.63	.64	.68	.71	.72	.77	.52	0.70 ± 0.1

Abb. 3: (b) Ausschnitt aus einer Vergleichsmessung der Längen- und Gewichtsdaten der Eifleckträger mit allen anderen Fischen aus Stichprobe 5 der Ontogenese-Untersuchung.

Trat ein weiterer Fisch mit Eiflecken auf, wurde auch für ihn mit einem individuellen Protokoll aller Daten und der Beschreibung des Eiflecks begonnen. Seine Längen- und Gewichtsdaten wurden nicht mehr in den Mittelwert der übrigen Nicht-Eifleckträger miteinbezogen.

3.2.3. Ergebnisse der Ontogenese-Untersuchung

3.2.3.1. Wann entstehen die Eiflecke in der Ontogenese?

Der Zeitpunkt des ersten Auftretens von Eiflecken wird für zwei der drei untersuchten Arten in Tabelle 3 wiedergegeben.

		<i>H. elegans</i>	<i>H. squamulatus</i>
Alter (Tage)	Bereich	75 - 144	81 - 135
	$\bar{x}$	104.3	106.8
	s	21.1	18.6
	N	30	7
Länge (mm)	Bereich	29 - 42	32 - 44
	$\bar{x}$	33.5	38.3
	s	2.9	3.7
	N	30	13
Gewicht (g)	Bereich	0.62 - 1.84	0.67 - 1.69
	$\bar{x}$	0.96	1.15
	s	0.28	0.30
	N	30	14

Tabelle 3: Zeitpunkt des ersten Auftretens von Eiflecken für die Arten *Haplochromis elegans* und *H. squamulatus*.

Zwischen *H. elegans* und *H. squamulatus* besteht zum Zeitpunkt des ersten Auftretens von Eiflecken eine signifikante Längendifferenz ($p < 0.001$, t-Test). Alter und Gewicht sind dagegen nicht verschieden. Die Längendifferenz spiegelt den länglichen Körperbau

von *H. squamulatus* wieder.

Bei *H. squamipinnis* trat während der ganzen Aufzuchtzeit (6.5 Monate) nur bei einem von 48 Fischen aus 5 Bruten ein Eifleck auf. Dieser Fisch war bereits 60 mm lang und 4.36 g schwer und damit wesentlich größer und schwerer als seine Geschwister ($\bar{x}$ = 46.0 mm, s = 5.1; $\bar{x}$ = 2.12 g, s = 0.6). In 4 von 5 Aufzuchtbecken mit *H. squamipinnis* gab es also keinen Fisch mit Eiflecken, obwohl die größeren Individuen schon 40 - 55 mm lang waren. Auffallend war, daß alle Fische dieser Art schon ab einer Länge von ca. 30 mm eine leuchtend gelbe Analflosse aufwiesen. Dieses Phänomen wird auch von GREENWOOD (1973) beschrieben. Nachdem alle 48 *H. squamipinnis*-Jungen in ein gemeinsames 400 l Becken eingesetzt wurden, traten schon nach einer Woche bei zwei weiteren Individuen Eiflecke auf. Nach sechs Monaten hatten 16 von 30 Fischen Eiflecke.

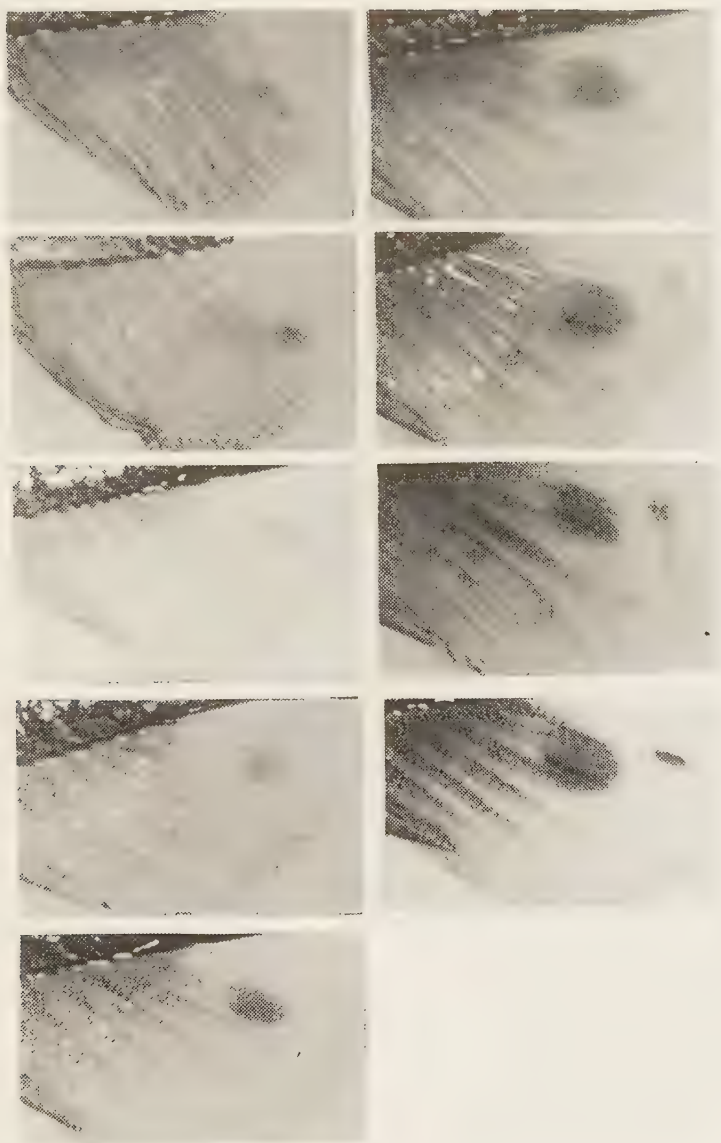
3.2.3.2. Wie entstehen und wachsen die Eiflecke?

Von 6 Individuen wurde vom Beginn des ersten Anzeichens eines Pigmentfleckes an ca. jede Woche ein Photo von der Anals aufgenommen. Die Entwicklung des Fleckes wurde über 55 Tage verfolgt. Die Fische waren während der ganzen Zeit in 30 l Becken isoliert. Als Unterschlupf stand ihnen je ein halbmierter Blumentopf zur Verfügung. Drei dieser Fische dienen hier als Beispiele. Zwei davon stammen aus der gleichen Brut, waren also sehr wahrscheinlich Vollgeschwister. Tabelle 4 gibt ihr Alter und ihre Größe zum Zeitpunkt jedes Photos an.

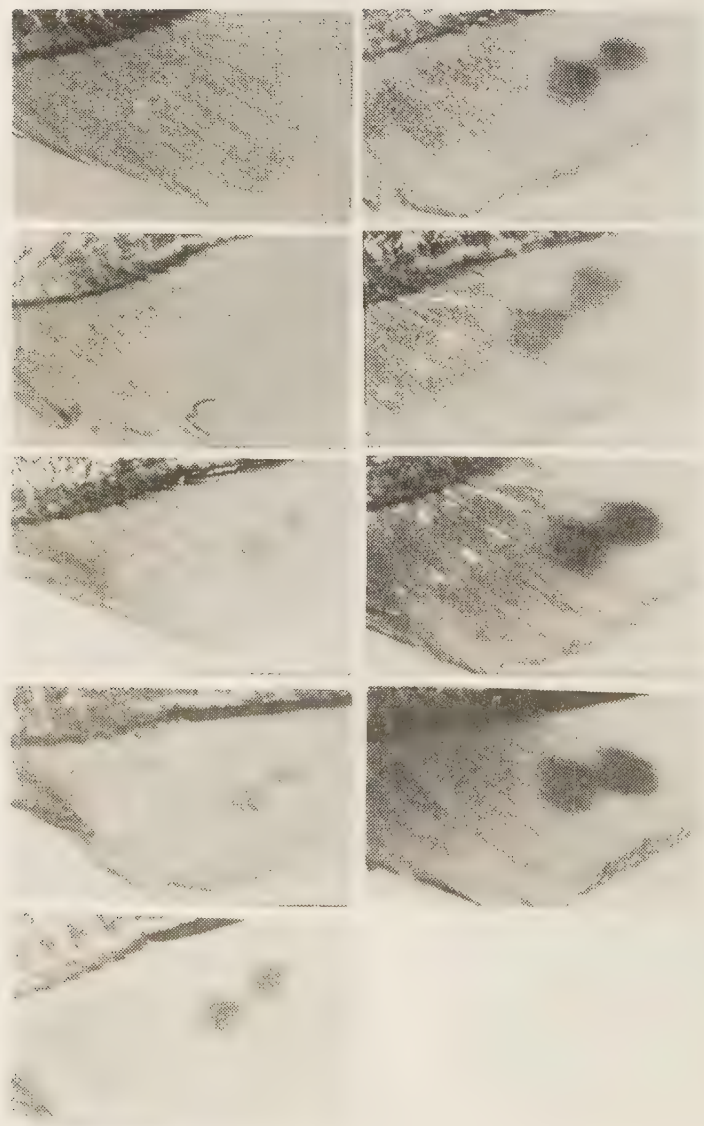
Männchen 1		Männchen 2		Männchen 3
Alter in Tagen	Länge SL (mm)	Alter in Tagen	Länge SL (mm)	Länge SL (mm)
163	37	105	37	37
166	38	108	38	38
176	39	118	39	40
183	40	125	40	41
191	41	133	41	42
197	42	139	43	44
204	43	146	43	45
210	43	152	43	45
218	44	160	44	45
100 Tage später (ohne Photo)				
318	57	260	56	59

Tabelle 4: Alter und Größe von 3 Männchen während der Entstehung der ersten Eiflecken; Männchen 2 und 3 sind Vollgeschwister.

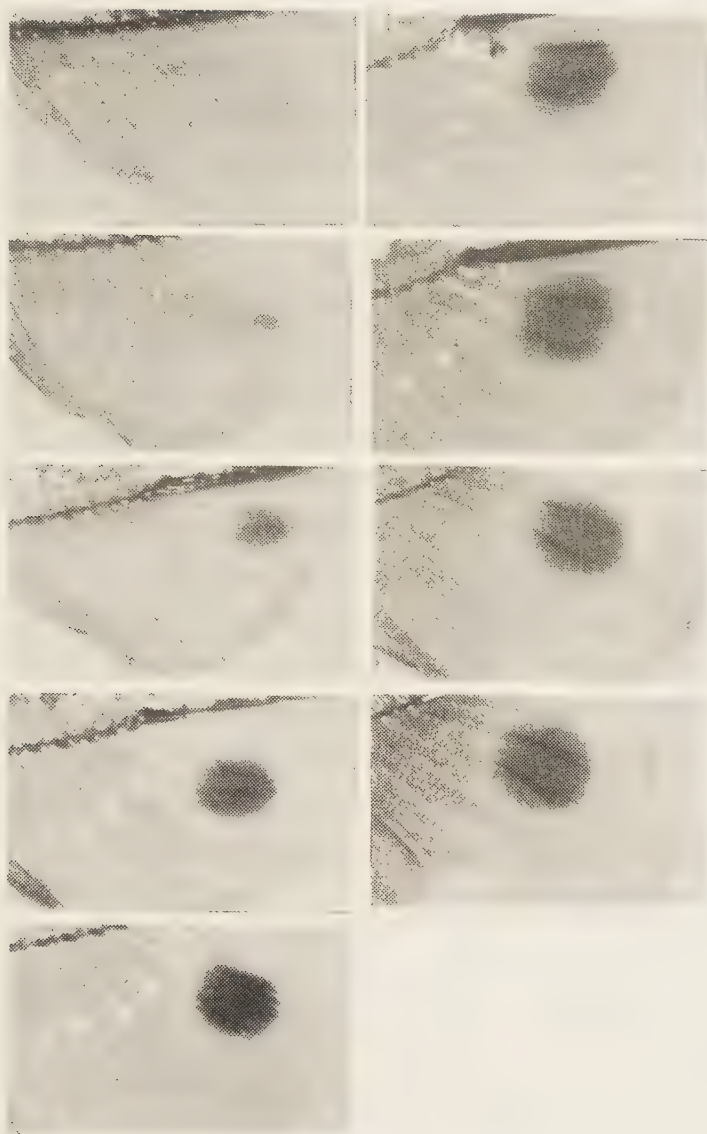
Die Tafeln II, III und IV zeigen die dazugehörigen Photos.



Tafel II: *H. elegans* Eifleckentwicklung von Männchen 1.



Tafel III: *H. elegans* Eifleckentwicklung von Männchen 2.



Tafel IV: *H. elegans* Eifleckentwicklung von Männchen 3.

Eine detaillierte morphologische Beschreibung der Eiflecke und ihrer Entstehung gibt WICKLER (1962) von *H.burtoni*, *H.wingatii* und *P.multicolor*. Dieser Beschreibung zufolge ähnelt der morphologische Aufbau der Flecke von *H.elegans* dem von *H.burtoni*, da auch bei *H.elegans* zwischen dem gelben Zentrum des Flecks und der schwarzen Umrandung ein hyaliner Ring erkennbar war.

Die Analis von *H.elegans* weist 9 Flossenstrahlen und 3 Stacheln auf. Die ersten Pigmente entstanden immer zwischen dem 6. und 7. oder 7. und 8. Strahl der fertig ausgebildeten Afterflosse. Später dehnten sich die Flecke über die Strahlen hinaus aus. Sie wanderten mit zunehmender Größe in vertikaler Richtung von distal nach proximal in die Afterflosse ein. Am distalen Ende entstand dann ein zweiter Fleck (Männchen 1, Tafel II und Männchen 3, Tafel IV). Mit zunehmender Größe des Fisches entstand so ein Eifleck nach dem anderen. Manchmal entstanden auch zwei Flecke gleichzeitig (Männchen 2, Tafel III). Diese wuchsen bei manchen Männchen zu einem großen Fleck zusammen.

3.2.3.3. Wovon hängt der Zeitpunkt der Entstehung der Eiflecke ab?

Vier Parameter, die die Entstehung der Eiflecke beeinflussen könnten, wurden analysiert:

1. Größe bzw. Gewicht
2. Alter
3. Anzahl Fische im gleichen Becken (Gruppengröße)
4. Territorialität

In allen 12 Gruppen wurde überprüft, ob die Eifleckträger größer oder kleiner waren als ihre Geschwister. Wie Abb. 4 zeigt, waren

Fische mit Eifleckten immer größer als ihre Geschwister im gleichen Becken ($p < 0.05$, Vorzeichentest).

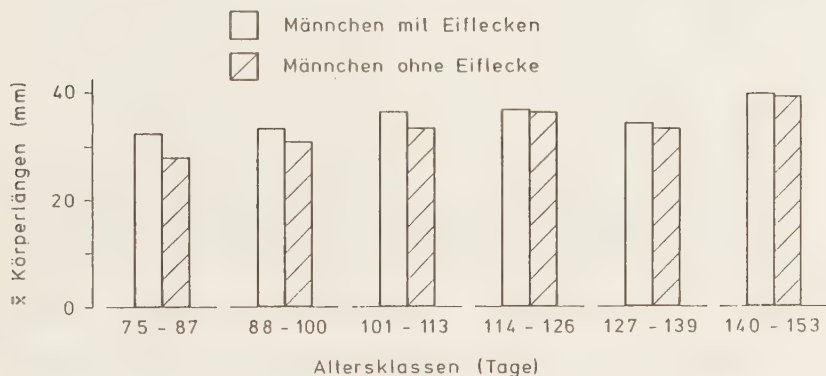


Abb. 4: Vergleich der Mittelwerte der Körperlängen (SL) von Fischen mit Eifleckten und ohne Eifleckten in 6 Altersklassen.

Eine Regressionsanalyse zeigte, daß Größe und Gewicht sehr stark korrelierten ($P = 0.69$, $p < 0.001$), so daß die größten Fische mit den Flecken auch immer die schwersten waren.

Ein Vergleich der Größen und Gewichte von solchen Eifleckträgern, die ihren Eifleck als erste im Becken bekamen und solchen, die ihn erst als zweite, dritte oder vierte bekamen, zeigte, daß diejenigen, die ihn als erste bekamen, zum Zeitpunkt der Entstehung signifikant kleiner und leichter waren als diejenigen, die ihren Eifleck als zweite, dritte oder vierte bekamen (Tabelle 5).

Länge (mm)	Männchen, die als erste einen Eifleck bekamen	Männchen, die als zweite, dritte oder vierte einen Eifleck bekamen
$\bar{x}$	32.3	34.7
s	2.6	3.2
N	14	18
Bereich	29 - 37	31 - 42

Tabelle 5: Vergleich der Körperlängen (SL) von Männchen, die als erste in einem Becken einen Eifleck bekamen und Männchen, die ihre Eiflecken als zweite, dritte oder vierte bekamen.

Obwohl also Männchen, die als erste einen Eifleck bekamen, zu diesem Zeitpunkt meist die größten im Becken waren, waren sie doch absolut kleiner als die Männchen, die ihren ersten Eifleck bekamen, als schon ein Männchen mit Eifleck im Becken war.

Das Alter der Fische spielte zumindest in dieser frühen Phase der Eifleckontogenese keine entscheidende Rolle, denn die Fische einer Gruppe waren immer gleich alt, und dennoch bekamen nicht alle Männchen ihre Eiflecke gleichzeitig, sondern immer der größte Fisch zuerst.

Die Gruppengröße war dagegen ein wesentlicher Parameter. Je mehr Fische im Becken waren, desto kleiner waren die Eifleckträger ($r = -0.46$, $N = 94$, $p < 0.001$, zweiseitig). Die gleiche negative Beziehung bestand auch zwischen dem Alter der Eifleckträger und der Gruppengröße ($r = -0.53$, $N = 94$, $p < 0.001$, zweiseitig). In Becken mit vielen Fischen bekamen die ersten Männchen ihre Eiflecke früher und bei geringerer Körpergröße.

Zwischen Eifleck-Besitz und Territorialität ergab sich keine direkte Beziehung. In den 12 Gruppen waren bei der ersten Messung drei Fische, die als erste Eiflecke bekamen, territorial und gleichzeitig die Größten im Becken. Zwei Fische, die als erste Eiflecke bekamen, waren territorial und kleiner als mindestens einer ihrer Geschwister. In diesen Becken waren zunächst jeweils größere Geschwister ohne Eiflecke territorial. Nach zwei Wochen waren aber die beiden Fische mit den Eiflecken die Größten im Becken und territorial. Demnach ist immer der jeweils Größte territorial. Im gesamten Meßzeitraum waren von sämtlichen Eifleckträgern, also auch denjenigen, die als zweite, dritte oder vierte im Becken einen Eifleck bekamen, 5 Fische territorial und 16 nicht territorial (Tabelle 6).

	territorial	nicht territorial
größter Fisch im Becken	3	0
maximal 2.-größter Fisch im Becken	2	16

Tabelle 6: Anzahl von Fischen mit Eiflecken zum Zeitpunkt der ersten Messung.

3.2.3.4. Wachsen Fische, die schon Eiflecke haben, schneller oder langsamer als ihre Geschwister?

Ein Vergleich der Wachstumsraten von Fischen mit und ohne Eiflecke ergab keinen signifikanten Unterschied in den Steigungen (Kovarianzanalyse $r_1 = 0.61$, Steigung $b_1 = 0.11$, $N_1 = 94$; $r_2 = 0.73$, $b_2 = 0.13$, $N_2 = 52$), aber in den Achsenabschnitten ($p < 0.001$). Letzterer beschreibt nur die bereits festgestellte Größendifferenz zwischen Fischen mit und ohne Eiflecken zum Zeitpunkt der ersten Messung. Eifleckträger wachsen ab dem Zeitpunkt der Entstehung scheinbar nicht schneller als Fische ohne Eiflecke. Eifleckträger wuchsen in Becken mit vielen (9 - 16) Fischen schneller als Eifleckträger in Becken mit wenigen (1 - 8) Fischen (Kovarianzanalyse: $r_1 = 0.42$, Steigung $b_1 = 0.07$, $N_1 = 64$; $r_2 = 0.81$, $b_2 = 0.16$, $N_2 = 30$; $p < 0.03$). Für Fische ohne Eiflecke wurde kein Unterschied in den Wachstumsraten in Abhängigkeit von der Gruppengröße gefunden.

3.2.3.5. Wieviele Eiflecke entstehen im Laufe der Ontogenese und wie variiert ihre Anzahl innerhalb der Art?

Die ältesten zur Verfügung stehenden Fische waren ca. 3 Jahre alt. In dieser Zeit hatten sie mit zunehmender Größe auch mehr Eiflecke bekommen. Aus einer Stichprobe von 170 Individuen ergab sich eine hoch signifikante Korrelation zwischen Körperlänge und Anzahl Eiflecke ($r = 0.55$, $p < 0.001$). Bei dreijährigen, ausgewachsenen Tieren waren es maximal sieben.

Die Variation der Anzahl war in drei Größenklassen von adulten Männchen unterschiedlich (Tabelle 7).

Größen- klasse	I > 71 mm	II 65 - 70 mm	III < 65 mm
$\bar{x}$	2.50	2.28	1.53
s	0.61	0.43	0.75
N	13	18	14
Bereich	2.0 - 3.5	1.5 - 3.0	0.5 - 3.0

Tabelle 7: Anzahl Eiflecken von adulten Männchen in 3 Größenklassen.

Eine eindimensionale Varianzanalyse (ANOVA) zeigte, daß zwischen den größten und den kleinsten Fischen ein signifikanter Unterschied bestand ($p < 0.05$; T'-Methode). Bei kleineren Männchen variierte die Eifleckanzahl stärker als bei den größeren.

3.2.4. Diskussion der Ontogenese-Untersuchungsergebnisse

Die Entstehung der Eiflecke hängt mit der Körpergröße der Fische zusammen und unterliegt damit einem genetischen und wahrscheinlich endokrinologischen Reifungsprozess. CRAPON DE CAPRONA & FRITZSCH (1984) konnten zeigen, daß die Anzahl der Eiflecke auf der Anals genetisch determiniert ist.

Möglicherweise ist die gefundene Größendifferenz zwischen Eifleckträgern und allen anderen Fischen auf den Sexualdimorphismus dieser Art zurückzuführen. Dies setzt voraus, daß sich in der Gruppe der Nicht-Eifleckträger nahezu nur Weibchen befanden. Wahrscheinlicher ist, da das Geschlechterverhältnis 1:1 war, daß sich unter letzteren auch viele Männchen befanden, die noch nicht die für die Ausbildung des Eiflecks erforderliche Minimalgröße erreicht hatten.

Ab der Entstehung des ersten Eiflecks ist kein Unterschied in den Wachstumsraten zwischen Fischen mit Eiflecken und ohne Eiflecke nachweisbar. Fische mit Flecken könnten folglich schon vorher schneller gewachsen sein. Möglicherweise geht der Aufbau des Pigments in dieser frühen Phase der Ontogenese auf Kosten des Wachstums, so daß sich mit dem Beginn der Eifleckentwicklung die Wachstumsgeschwindigkeit reduziert.

Die Männchen beginnen um so früher mit der Ausbildung des ersten Eiflecks, je mehr Fische in einem Becken sind. Außerdem wachsen die Männchen in größeren Gruppen schneller als in kleineren. Dieser Wachstumsratenunterschied könnte darauf zurückzuführen sein, daß Eifleckträger in größeren Gruppen jünger sind, wenn sie ihre Eiflecke bekommen und sich daher noch in einem steileren Bereich der

Wachstumskurve befinden. Das gleiche müßte für Fische ohne Eifleckchen auch gelten, jedoch war ein solcher Unterschied nicht nachweisbar. Eine andere Erklärung wäre, daß in kleinen Gruppen die Wahrscheinlichkeit größer ist, daß neben dem Eifleckträger (= α -Tier) noch ein ähnlich großes β -Tier existiert, das ihn durch häufige Kämpfe mit entsprechenden Kosten im Wachstum behindert. In großen Gruppen gibt es mehr ω -Tiere, die dem α -Tier nicht gefährlich werden können und daher ist ein durchschnittlich schnelleres Wachstum der Eifleckträger möglich (NELISSEN 1985).

Zwei Hypothesen wurden gebildet, die den Vorteil für das möglichst frühe Auftreten von Eifleckchen erklären:

1. Die Eifleckchen ermöglichen einem Tier territorial zu werden und via Ressourcen-Monopolisierung den möglichst frühen Zugang zu Weibchen.
2. Die Eifleckchen signalisieren Geschlechtsreife und machen die Männchen so für Weibchen attraktiv.

In der Datenanalyse war kein Zusammenhang zwischen Territorialität und Eifleckchen nachweisbar. Dieser Befund steht im Widerspruch zu dem von BALON (1977), der für *Labeotropheus* aussagt, daß Eifleckchen und Territorialität korrelieren.

Ob die zweite Hypothese zutrifft, konnte nicht entschieden werden, da für eine entsprechende Untersuchung der Hodenentwicklung die Sektion vieler Tiere nötig gewesen wäre. Diese wurden aber für die anschließenden Experimente zur Funktion der Eifleckchen gebraucht.

3.3. Untersuchungen zur Funktion der Analflossenflecke

3.3.1. Vergleich der Befruchtungsraten von Männchen mit und ohne Eiflecken (Befruchtungsraten-Experiment)

Die Eiflecke haben nach WICKLER (1962) unter anderem die Funktion, die Befruchtungschancen der Männchen zu maximieren. Demnach sollten Männchen ohne die Flecke weniger oder gar keine Eier befruchten. Diese Hypothese wurde im folgenden Experiment überprüft.

3.3.1.1. Versuchsbeschreibung

Sechs 400 l Becken wurden durch PVC-Trennwände in zwei Hälften geteilt. In die eine Beckenhälfte wurde ein Männchen mit zwei oder drei Eiflecken und in die andere ein Männchen, dessen Eiflecke künstlich entfernt wurden, eingesetzt. Die Männchen hatten ursprünglich immer gleich viele Eiflecke. Zu jedem Männchen kamen 5 Weibchen. Tabelle 8 zeigt die Größenverteilungen.

	Weibchen	Männchen
N	44	8
$\bar{x}$	45.5	56.7
s	2.8	2.7
Bereich	38 - 51	52 - 59

Tabelle 8: Größenverteilung von Weibchen und Männchen zu Beginn des Befruchtungsraten-Experiments.

Die Weibchen wurden täglich überprüft, ob sie Eier im Maul hatten. Wenn ein Weibchen inkubiert hatte, wurden die Eier sofort nach der Entnahme gezählt und mikroskopisch untersucht. In manchen Fällen war die exakte Bestimmung, ob ein Ei befruchtet war nicht möglich (s. Untersuchung der Eientwicklung). Nur die Eier wurden gewertet, bei denen die Bestimmung eindeutig, d.h. die Keimscheibe klar zu erkennen war.

Außerdem wurden die Zeiträume protokolliert, die vergingen, bis das erste Weibchen innerhalb einer Gruppe das erste Gelege ablegte, sowie notiert, wieviele Gelege in jeder Beckenhälfte vorkamen.

Nach 2 Monaten wurden die Weibchen zwischen den Männchen ausgetauscht. Dies sollte vermeiden, daß unterschiedliche Weibchenqualitäten das Ergebnis beeinflussen. Nach weiteren 2 Monaten war der Versuch beendet. Tabelle 9 gibt einen Überblick über den Zeitplan der Versuche.

	Beginn	N Tage	Tausch	N Tage	Ende
V1	12.12. 84	121	12. 4. 85	61	12. 6. 85
V2	22. 2. 85	66	7. 5. 85	61	7. 7. 85
V3	13. 3. 85	61	13. 5. 85	61	13. 7. 85
V4	21. 3. 85	61	21. 5. 85	61	21. 7. 85
V5	11. 4. 85	61	11. 6. 85	61	11. 8. 85
V6	6. 5. 85	61	9. 7. 85	43	21. 8. 85

Tabelle 9: Zeitverlauf des Befruchtungsraten-Experiments. Dem ersten Versuch ging ein zweimonatiger Vorversuch voran, dessen Daten nur anteilig in die Datenanalyse einbezogen wurden; beim letzten Versuch wurden die Daten für die Analyse extrapoliert, um einen Vergleich zu ermöglichen.

3.3.1.2. Ergebnisse und Auswertung

Zwischen den Befruchtungsraten der beiden Typen von Männchen konnte kein Unterschied festgestellt werden (Tabelle 10). Die Befruchtungsraten waren erstaunlich hoch. Ähnlich hohe Befruchtungsraten stellt auch MROWKA (1987a) bei *Pseudocrenilabrus multicolor* fest.

In allen Experimenten legte immer ein Weibchen bei einem Männchen mit Flecken als erstes ein Gelege ab (Abb. 5).

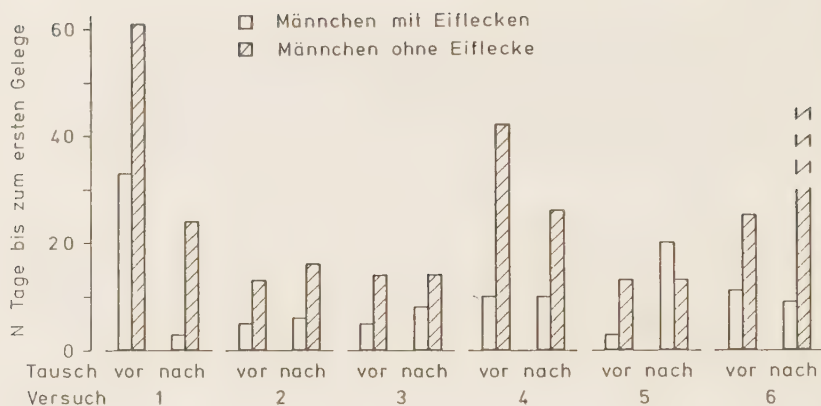


Abb. 5: Zeiträume bis zur Ablage des ersten Geleges innerhalb einer Weibchengruppe bei Männchen mit Eiflecken und bei Männchen ohne Eiflecke, jeweils vor und nach dem Tausch der Weibchen.

Außerdem kamen bei den Männchen mit Flecken insgesamt mehr als doppelt so viele Gelege vor wie bei den Männchen ohne Flecke. Die Ergebnisse aller 6 Versuche sind in Tabelle 10 zusammengefaßt.

	Männchen	
	ohne Flecke	mit Flecken
Anzahl Gelege	31	64
$\bar{x}$ Eier pro Gelege	21.8	19.1
Summe Eier	676	1224
Anzahl Eier identifiziert	572	866
Anzahl Eier befruchtet	557	843
% Befruchtung	97.4	97.3

Tabelle 10: Zusammenfassung der Ergebnisse des Befruchtungsraten-Experiments. Jeweils Summe aller 6 Versuche.

Der Unterschied zwischen den Gelegezahlen ist hoch signifikant (Binomialtest $z = 3.47$, $p < 0.001$, zweiseitig). Auch für jeden Einzelversuch läßt sich der Unterschied in den Gelegezahlen zeigen (Abb. 6).

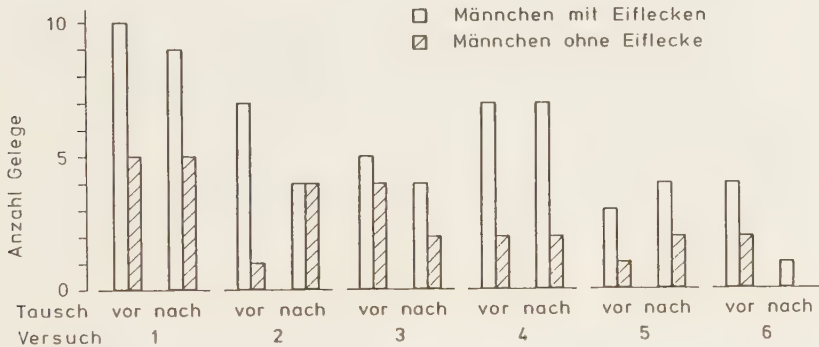


Abb. 6: Anzahl Gelege von je 5 Weibchen bei Männchen mit Eiflecken und Männchen ohne Eiflecke, jeweils vor und nach dem Tausch der Weibchen.

Bezieht man die Anzahl der Gelege, die ein Männchen befruchtet, auf ein Weibchen und einen Monat, so enthält man ein angenähertes Maß für den Fortpflanzungserfolg der beiden Männchen (Tabelle 11).

	Anzahl Gelege von je 30 Weibchen		Anzahl Gelege pro Weibchen und Monat
	vor Tausch	nach Tausch	
6 Männchen mit Flecken	35	29	$\bar{x} = 0.494$
6 Männchen ohne Flecke	16	15	$\bar{x} = 0.223$

Tabelle 11: Vergleich der Gelegezahlen pro Weibchen und Monat als Maß für den Fortpflanzungserfolg der Männchen im Befruchtungsraten-Experiment. (Der Mittelwert wurde aus der Anzahl Gelege pro Weibchen und Monat für jedes einzelne Männchen errechnet).

Der Fortpflanzungserfolg wird aus zwei Gründen durch die Anzahl der Gelege gut angenähert:

1. Die Befruchtungsraten der Eier sind für beide Männchentypen sehr hoch (s. Tabelle 10).
2. Aus nahezu allen befruchteten Eiern schlüpfen auch Junge, wie ein Vergleich der mittleren Anzahl befruchteter Eier (s. Tabelle 10) mit der mittleren Anzahl Junge/Brut (s. Tabelle 1) zeigt. Die Anzahl der Gelege entspricht also in etwa der Anzahl Jungen.

Durch dieses Maß werden auch alle Experimente untereinander vergleichbar.

3.3.1.3. Folgerung

Männchen mit Eiflecken unterscheiden sich bezüglich ihrer Befruchtungsraten nicht von Männchen ohne Flecke. Sie befruchten also gleich viele Eier pro Gelege, im gleichen Zeitraum aber mehr als doppelt so viele Gelege. Daraus wird geschlossen, daß die Flecke offenbar nicht dazu nötig sind, die Befruchtung der Eier zu maximieren, sondern vielmehr der Anlockung von Weibchen bzw. Stimulierung der Eiproduktion oder Eiablage dienen. Der Fortpflanzungserfolg der Männchen mit Flecken ist demnach mehr als doppelt so groß wie der der Männchen ohne Flecke.

3.3.2. Überprüfung der Eiproduktionsrate von Weibchen bei Männchen mit Flecken und ohne Flecke

Mit diesem Versuch sollte die Frage geklärt werden, ob Weibchen, wenn sie mit Männchen mit Flecken zusammen sind, mehr Eier bzw. Gelege produzieren, oder ob sie die bereits produzierten Eier häufiger ablegen. Durch Abstreifen der Weibchen konnte die Eiproduktion überprüft werden. Sollten die Weibchen von den Flecken zur Eiproduktion stimuliert werden, so müßten sie mit der Reifung des ersten Eies früher fertig sein als Weibchen bei Männchen ohne Flecke.

3.3.2.1. Versuchsbeschreibung

Um alle Weibchen, die getestet werden sollten, auf den gleichen reproduktiven Ausgangspunkt zu bringen, wurden nur Weibchen in den Test genommen, die gerade abgelaicht hatten. Dafür wurden drei 400 l Becken in je zwei Hälften geteilt und in jede Hälfte sechs Weibchen und ein Männchen eingesetzt. Alle Weibchen waren ungefähr gleich groß. Die Männchen hatten zwischen 1 und 4 Flecken.

Wenn ein Weibchen inkubiert hatte, wurde es herausgefangen und die Eier aus dem Maul entfernt. Dann wurde es individuell markiert und in das Testbecken gesetzt. Im Testbecken (400 l) befanden sich in zwei getrennten Hälften ein Männchen mit vier Flecken und ein Männchen ohne Flecke. Bei jedem Männchen waren sechs Weibchen. Wurde ein individuell markiertes Testweibchen zu einem der beiden Männchen gesetzt, so kam dafür ein Weibchen aus dieser Beckenhälfte in das Becken aus dem das Testweibchen stammte. Die Testweibchen kamen in der Reihenfolge, in der sie brüteten, alternierend zu dem Männchen mit oder ohne Flecken, bis bei jedem Männchen insgesamt 7 Weibchen getestet waren. Um einen Effekt der Körpergröße auf die Eiproduktion auszuschließen, wurden alle Weibchen vor dem Test noch einmal gemessen.

Jedes Testweibchen wurde genau sieben Tage nach seiner letzten Inkubation aus dem Becken herausgefangen, betäubt und abgestrichen, d.h. es wurden mit sanftem Druck auf den Bauch und Streichen in Schwanzrichtung Eier aus der Geschlechtsöffnung ausgedrückt. Wenn auf diese Weise mindestens ein Ei abgestrichen wurde, war der Versuch für dieses Weibchen beendet. Wenn nicht, wurden nach weiteren drei, fünf und sieben Tagen die Abstreifversuche wiederholt.

3.3.2.2. Ergebnis

Die Weibchen dieser Versuchsreihe wiesen keine signifikanten Größenunterschiede auf, so daß ein Größeneffekt ausgeschlossen werden kann.

Es gab keinen Unterschied in der Gelegeproduktion, ob sie mit einem Männchen mit oder ohne Flecken zusammen waren (Tabelle 12)

bei einem Männchen mit 4 Flecken			bei einem Männchen ohne Flecke		
Weibchen Nr.	Weibchen Größe (mm)	Anzahl Tage bis zum 1.Ei	Weibchen Nr.	Weibchen Größe (mm)	Anzahl Tage bis zum 1.Ei
1	70	7	1	60	10
2	62	7	2	59	8
3	63	7	3	66	7
4	61	11	4	68	7
5	63	10	5	67	7
6	68	12	6	74	7
7	70	10	7	62	7
$\bar{x} = 65.3$ $s = 3.90$			$\bar{x} = 65.1$ $s = 5.2$		
$\bar{x} = 9.1$ $s = 2.11$			$\bar{x} = 7.5$ $s = 1.1$		

U-Test $p = \text{n.s.}$ ($z = 0.45$)

U-Test $p = \text{n.s.}$ ($z = 1.27$)

Tabelle 12: Übersicht über die Ergebnisse der Abstreif-Versuche. Die Mittelwerte der Weibchen-Größen und die Mittelwerte der Zeiträume bis zum ersten Ei waren nicht signifikant verschieden.

3.3.2.3. Folgerung

Weibchen werden von Männchen mit Flecken zur Eiablage und nicht zur Eiproduktion stimuliert. Die Flecke sind offenbar Ablaichauslöser.

3.3.3. Wahlexperiment

Der erhöhte Fortpflanzungserfolg von Männchen mit Flecken ist aber nur gewährleistet, wenn die Weibchen solche Männchen zum Ablaihen bevorzugen. Würden sich die Weibchen von den Männchen mit Flecken zur Eiablage oder Eiproduktion stimulieren lassen, aber keine Bevorzugung für diese zeigen, so hätten Flecke keinen Selektionsvorteil für diese Individuen.

Um diese Frage zu klären, wurde ein Wahlexperiment durchgeführt, bei dem die Weibchen zwischen einem Männchen mit und einem Männchen ohne Flecke frei wählen konnten.

3.3.3.1. Versuchsbeschreibung

In einem 400 l Becken wurden 14 Weibchen und zwei Männchen, eines mit und eines ohne Flecken, gehalten. Die den Weibchen zur Wahl stehenden Männchen sollten beide territorial und balzaktiv sein. Um eine solche Situation herzustellen, mußten die Männchen daran gehindert werden, miteinander zu kämpfen und eine Dominanzhierarchie auszubilden. Deshalb wurde in die Mitte des Beckens eine Konstruktion von zwei Maschendrahtgittern (mit Plastikmantel) eingebracht, die so gegeneinander verschoben waren, daß die größte entstandene Öffnung gerade eben das größte Weibchen durchließ. Die Männchen, die immer ca. 10% größer waren als das größte Weibchen, lernten schnell, daß sie nicht durch das Gitter hindurchpaßten und akzeptierten es zwangsläufig als Territoriumsgrenze. Auf beiden Seiten des Gitters befand sich ein halbmeter hoher Blumentopf, dessen größere Öffnung nach vorn zeigte (Abb. 7). Einmal täglich wurde kontrolliert, ob ein Weibchen inkubiert hatte. In vier aufeinander folgenden Monaten wurden vier Wahlexperimente mit 4 mal 14 Weibchen und acht verschiedenen Männchen mit bzw. ohne Flecke durchgeführt. Die Männchen mit Flecken wurden im ersten und dritten Experiment in die rechte, im zweiten und vierten Experiment in die linke Beckenhälfte eingesetzt, um Ortspräferenzen der Weibchen zu vermeiden.

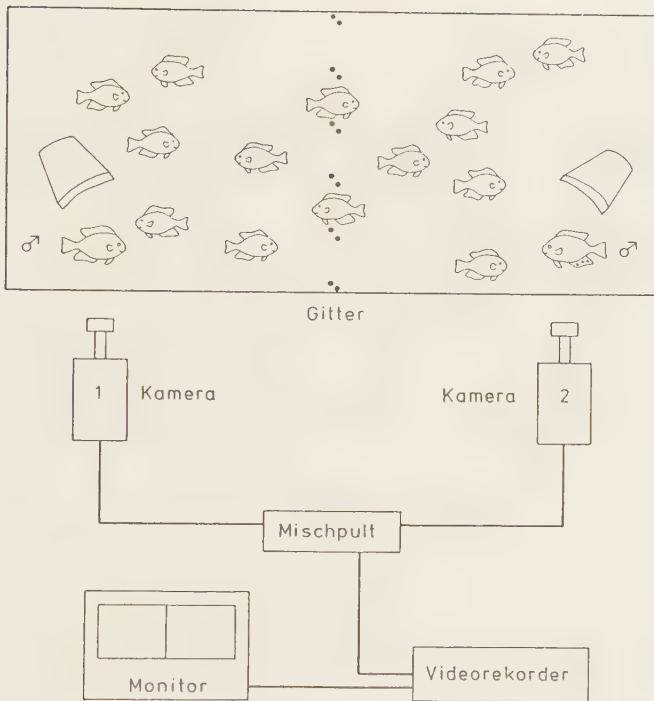


Abb. 7: Versuchsaufbau für das Wahlexperiment mit Videoüberwachung, Erläuterungen im Text.

3.3.3.2. Beschreibung der Video-Überwachung

Auf die Laichgruben der beiden Männchen waren 2 S/W-Videokameras gerichtet, die über ein Mischpult zusammengeschaltet waren und so simultan zwei Halb-Bilder auf einem Videoband aufzeichneten bzw. auf einen Monitor übertragen (s. Abb. 7). Die Kameras wurden jeden Morgen nach der Dämmerphase (s. Haltungsbedingungen) über eine Zeitschaltuhr eingeschaltet und zeichneten für die nächsten 3 Stunden kontinuierlich auf. Danach wurden die Weibchen im Becken überprüft, ob sie Eier im Maul hatten. War dies der Fall und waren die Eier nicht älter als 3 Stunden nach der Befruchtung, so wurde die Aufzeichnung dieses Vormittages ausgewertet. Andernfalls wurde das Band am nächsten Tag überspielt.

Innerhalb jedes der 4 Experimente wurde einmal einen Vormittag lang direkt beobachtet, um sicher zu gehen, daß außerhalb des von der Kamera überwachten Ausschnittes keine wesentlichen Interaktionen zwischen Männchen und Weibchen oder zwischen den Weibchen stattfanden.

3.3.3.3. Kriterien für die Auswertung der Videoaufzeichnungen

Folgende Kriterien wurden aufgestellt, die die Auswertung standardisieren sollten:

1. Es wurde darauf geachtet, ob beide Männchen Balzverhalten zeigten. Dazu zählte Graben an der Laichgrube, Flossenspreizen, Hin-und-her-Schwimmen zwischen Weibchen und Laichgrube und Körperzittern vor dem Weibchen). *
- Darüber hinaus wurde auch die Frequenz und Dauer dieser Verhaltensweisen protokolliert.
2. Wenn ein Weibchen in die Laichgrube kam, wurde die momentane Ziffer am Zählwerk des Videorekorders notiert, ebenso wenn das Weibchen die Laichgrube wieder verließ, um so ein Maß für die Aufenthaltsdauer in der Laichgrube zu bekommen.
3. Als Scheinlaichen wurde bezeichnet, wenn sich Männchen und Weibchen gleichzeitig in der Laichgrube aufhielten und sowohl "T-Stellung" (i.e. wenn ein Fisch mit dem Kopf im rechten Winkel zur Körpermitte des anderen steht) als auch "Kreisen" zwischen den Partnern vorkam. "Kreisen" wurde notiert, wenn beide Partner mindestens dreimal umeinander herumschwammen.
4. Als Laichen wurde eine Sequenz nur dann angesehen, wenn das Weibchen während des Kreisens innehielt und sich langsam über dem Boden bewegte, wobei sie vermutlich Eier ablegte. In einigen Fällen konnte die Eiablage auch gesehen werden; oft verdeckte aber einer der beiden Fische die Sicht. Dazu kam, daß die Qualität der Aufzeichnung zu schlecht war, um einzelne Eier vor dem hellen Sanduntergrund zu unterscheiden.
Als weiteres Kriterium galt, daß das Weibchen während des Kreisens Pickbewegungen mit dem Maul in den Sandboden machte und im Laufe der Sequenz eine deutliche Ausbuchtung des Mundbodens erkennbar war.
5. Scheinlaich- und Laichsequenzen galten nur dann als unterbrochen, wenn die Unterbrechung länger als 10 Einheiten (= 18.3 sec) auf dem Zählwerk des Videorekorders dauerte.
6. Verhaltensweisen, die weniger als 10 Einheiten auf dem Zählwerk des Videorekorders lang waren, wurden nicht notiert.

* Die hier angegebenen Verhaltensweisen werden von BAERENDS & BAERENDS VAN ROON (1950) definiert: Graben = digging, Flossenspreizen = lateral display, Hin-und-her-Schwimmen zwischen Weibchen und Laichgrube = inviting, Körperzittern = quivering.

3.3.3.4. Ergebnis

Beide Typen von Männchen waren territorial und balzaktiv. Sie zeigten intensive Balzfärbung und legten beide eine Laichgrube jeweils vor dem halbierten Blumentopf an.

Die Videoauswertung ergab keine qualitativen Unterschiede im Balzverhalten der Männchen. Auch in der Frequenz der Balzverhaltensweisen, wie z.B. Körperzittern, in Anwesenheit eines ablaichbereiten Weibchens unterschieden sie sich nicht.

Die Laichsequenzlängen - gemeint ist die Zeitspanne in der sich die beiden Partner ununterbrochen in der Laichgrube aufhielten - variierten ziemlich stark zwischen 3 und 37 Minuten ($\bar{x}$ = 10 min, s = 7.4, N = 24). Das Weibchen verließ während dieser Zeit für keinen Augenblick die Laichgrube. Das Männchen dagegen verscheuchte ab und zu andere Weibchen aus den Nähe der Laichgrube.

Sowohl Männchen als auch Weibchen berührten sich gegenseitig mit dem Maul in der Genitalregion. Dies geschah immer abwechselnd während des Kreisens zwischen dem Ablegen der einzelnen Eiportionen.

Möglicherweise stimuliert das die Ei- bzw. Samenabgabe. Dieses gegenseitige Stößeln in die Analregion kann man auch auf dem Film über Balz und Ablachen von *Haplochromis burtoni* deutlich sehen (WICKLER IWF E470 1962a). Balz und Ablachverhalten von *H. elegans* sind, wie die Videobänder zeigten, dem von *H. burtoni* sehr ähnlich.

Die Weibchen bevorzugten fast immer die Männchen mit den Flecken zum Ablachen. Tabelle 13 zeigt die Ergebnisse der einzelnen Versuche und ihre zeitliche Aufeinanderfolge.

Teil	Zeitraum	Anzahl Gelege	davon aufgezeichnet und ausgewertet	befruchtet mit Eifleck	von Männchen ohne Eifleck
I	20.8.-24.9. 35 Tage	16	9	9	0
II	30.9.-1.11. 32 Tage	21	6	4	2
III	1.11.-3.12. 33 Tage	12	9	9	0
IV	3.12.-6.1. 34 Tage	18	7	7	0

Tabelle 13: Zeitliche Abfolge und Ergebnisse der Wahlexperimente.

In der Abb. 8 sind zur Verdeutlichung die beiden letzten Kolonnen der Tabelle 13 noch einmal graphisch dargestellt.

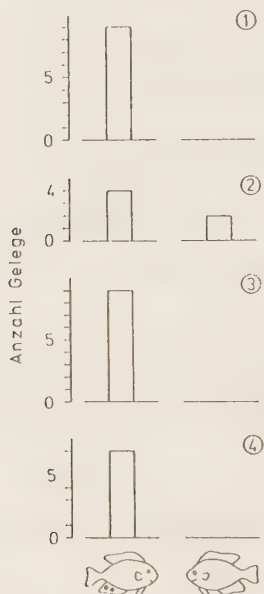


Abb. 8: Gelegehäufigkeiten von zehn Weibchen bei Männchen mit und ohne Eifleck in vier Wahlexperimenten.

In den beiden Fällen, in denen Weibchen mit dem Männchen ohne Flecke ablaichten, war das Männchen mit Flecken gerade "besetzt", d.h. dort laichte gleichzeitig ein anderes Weibchen. In keinem Fall laichte ein Weibchen nacheinander mit beiden Männchen.

3.3.3.5. Folgerung

Männchen mit Flecken werden von den Weibchen eindeutig zum Ablichten bevorzugt. Von diesen werden sie, wie es die vorangegangenen Versuche gezeigt haben, zur Eiablage stimuliert. Männchen mit Flecken haben also einen Selektionsvorteil durch erhöhten Fortpflanzungserfolg gegenüber Männchen, die dieses Stimulationssignal nicht haben.

3.3.4. Ortspräferenz der Weibchen

Die Stimulation zur Eiproduktion oder Eiablage über ein optisches Signal kann nur funktionieren, wenn die Weibchen das Signal auch empfangen, sich also in der Nähe eines Männchens mit Flecken aufhalten. Deshalb wurde parallel zum Wahlversuch mit Videoüberwachung ein weiterer Wahlversuch durchgeführt, bei dem die Aufenthaltsorte der Weibchen registriert wurden.

3.3.4.1. Versuchsbeschreibung

Dieser Versuch war ähnlich aufgebaut wie das oben beschriebene Wahlexperiment. Auch hier hatten die Weibchen die Wahl zwischen zwei gleich großen territorialen Männchen.

Statt einer Drahtgitterkonstruktion wurden zwei Plexiglasplatten in die Mitte des Beckens eingestellt. In beiden Platten waren in regelmäßigem Abstand ovale Löcher gebohrt. Die Abstände zwischen den Löchern waren ebenso groß wie die Löcher. Die Anzahl der Löcher in einer horizontalen Reihe nahm von unten nach oben symmetrisch ab, so daß ein pyramidenförmiges Lochmuster entstand. Diese Form entsprach am besten den Passierfrequenzen der Weibchen in verschiedenen Abständen vom Boden. Mittels einer Stellschraube konnten die beiden Platten gegeneinander verschoben werden und so jede beliebige Lochgröße eingestellt werden. Sie wurde auf das größte vorhandene Weibchen eingestellt und im Laufe des Versuchs zweimal nachgestellt, um dem Wachstum der Fische gerecht zu werden. Dies ist ein Vorteil gegenüber der Gitterkonstruktion, die im Lauf eines Versuchs nicht verändert werden konnte.

Die Weibchen benötigten ca. 2 Wochen, bevor sie via Futterbelohnung gelernt hatten, diese Löcher zu passieren. Erst dann wurde in jede Hälfte ein Männchen eingesetzt.

Während der ersten 2 Monate befand sich ein Männchen mit Flecken in der rechten Beckenhälfte und ein Männchen ohne Flecke in der linken. Dann wurde das Männchen ohne Flecke entfernt und das Männchen mit Flecken in die linke Beckenhälfte umgesetzt. Nach weiteren 2 Monaten wurde wieder ein Männchen ohne Flecke eingesetzt, diesmal in die rechte Hälfte. Einmal täglich gegen 10 Uhr wurde protokolliert, wieviele Weibchen sich in diesem Moment in welcher Hälfte aufhielten.

3.3.4.2. Ergebnis

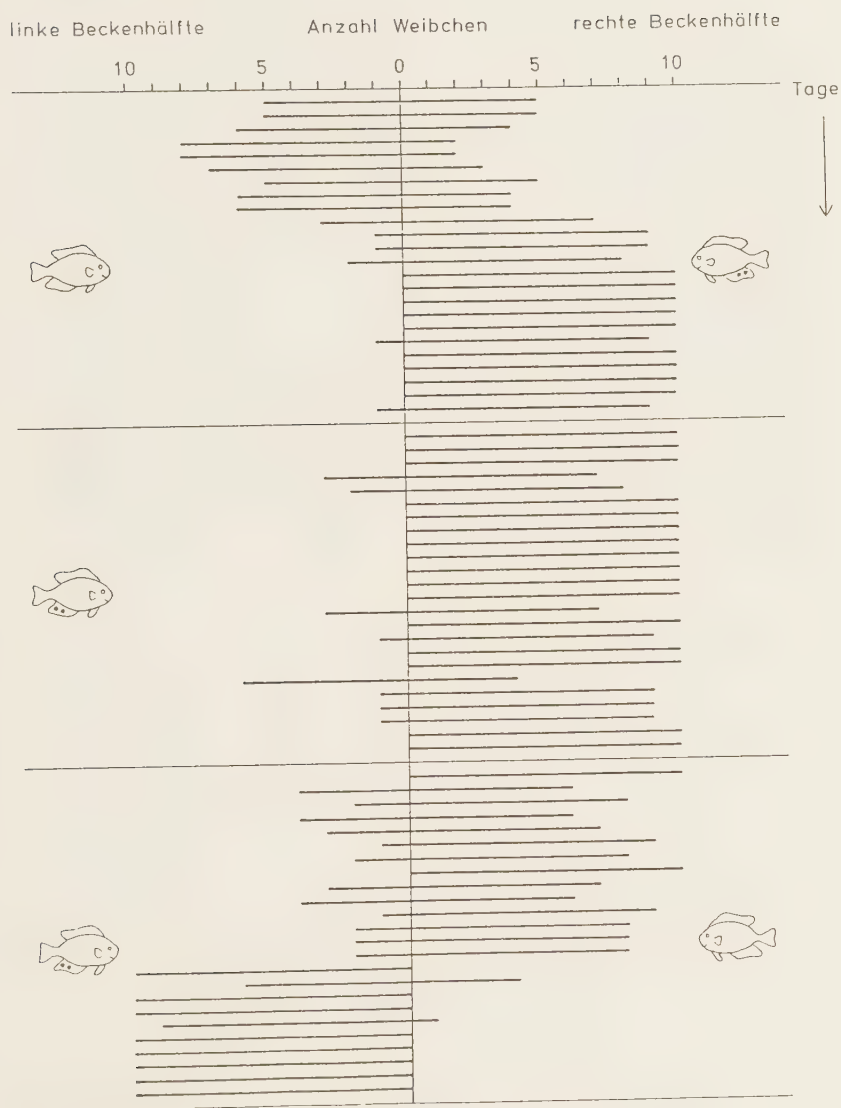


Abb. 9: Aufenthaltsfrequenzen von zehn Weibchen in drei Wahlsituationen an aufeinanderfolgenden Tagen, jeweils einmal täglich um 10 Uhr protokolliert.

Wie in Abb. 9 dargestellt, wählten die Weibchen im ersten Teil des Versuchs die Beckenhälfte, in der sich das Männchen mit den Flecken befand. Im zweiten Teil bevorzugten sie das Abteil ohne Männchen. Dies liegt offenbar nicht an diesem Abteil selbst, denn, wie das Ergebnis des dritten Versuchsteils zeigt, wechselten sie in das linke Abteil über, als im rechten wieder ein Männchen ohne Flecke eingesetzt wurde.

3.3.4.3. Folgerung

Weibchen vermeiden Männchen in ihrer unmittelbaren Umgebung. Haben die Weibchen aber keine Möglichkeit wegzuschwimmen, so bevorzugen sie die Nähe eines Männchens mit Flecken. Auch in diesem Experiment zeigte sich, daß diese Männchen für Weibchen attraktiver waren.

3.3.5. Eifleck-Attrappen-Versuch

In diesem Versuch wurden Eifleck-Attrappen benutzt, um die stimulierende Wirkung der Eiflecke per se auf die Eiablage oder Eiproduktion der Weibchen zu überprüfen.

3.3.5.1. Versuchsbeschreibung

Ein 400 l Becken wurde durch eine PVC-Platte halbiert. In jede Beckenhälfte wurden 5 Weibchen und ein Männchen eingesetzt. Beiden Männchen wurden die Flecke künstlich entfernt.

An die rechte Beckenhälfte wurde von außen eine Plexiglasplatte mit 25 gelben Punkten, die in regelmäßigem Abstand aufgemalt waren, angebracht. Die Platte wurde mit dunkelblauem Karton hinterlegt, um einen Kontrast zu den gelben Punkten zu bilden. Die Fische konnten diese Punkte wie eine Tapete durch die Beckenscheibe sehen. Täglich wurde kontrolliert, ob ein Weibchen inkubiert hatte. Nach drei Monaten wurden die Weibchen zwischen den Beckenhälften ausgetauscht und nach drei weiteren Monaten der Versuch beendet.

3.3.5.2. Ergebnis

Es zeigte sich während der ganzen Versuchsdauer von 6 Monaten kein stimulierender Effekt auf die Eiablage der Weibchen durch die Eifleck-Attrappe. Von 16 Gelegen wurden 8 in der Beckenhälfte mit der Attrappe und 8 in der Beckenhälfte ohne die Attrappe abgelegt. Die Weibchen hatten relativ wenige Gelege (Tabelle 14).

Der mittlere zeitliche Abstand zwischen den Gelegen betrug 21.4 Tage ($s = 19.7$, $N = 16$). Der Fortpflanzungserfolg der Männchen entspricht in etwa dem, den Männchen ohne Flecke im Versuch zum Vergleich der Befruchtungsraten hatten (vergl. Tabelle 11).

	Anzahl Gelege von je 5 Weibchen vor Tausch nach Tausch		Anzahl Gelege pro Weibchen und Monat
1 Männchen ohne Flecke mit künstlicher Attrappe	4	4	0.26
1 Männchen ohne Flecke ohne künstliche Attrappe	4	4	0.26

Tabelle 14: Vergleich der Gelegezahlen pro Weibchen und Monat als Maß für der Fortpflanzungserfolg der Männchen im Eifleck-Attrappen-Experiment.

3.3.5.3. Folgerung

Die Eifleck-Attrappe bewirkte keine Abblanchstimulation. Offenbar haben den Weibchen wesentliche Reize gefehlt, wobei unklar bleibt, welcher Art diese Reize sind.

Da das Ausbleiben eines Effekts immer auf die Unzulänglichkeit der Attrappe zurückzuführen sein könnte, wurde aus Zeitgründen auf weitere Versuche dieser Art verzichtet.

Der Versuch zeigt immerhin, daß Weibchen auch langfristig, wenn kein Männchen mit Flecken vorhanden ist, nur wenige Gelege abblanchen.

3.3.6. Welche Rolle spielt die Körpergröße?

Größere Artgenossen dominieren bei Fischen über kleinere. Auch bei *H. elegans* kann man davon ausgehen, wie im Folgenden noch beschrieben wird (s. Wirkung der Flecke auf Männchen). Die relative Größe eines Männchens spielt für dessen Attraktivität eine wesentliche Rolle. Da die Anzahl der Flecke auf die Körpergröße schließen lassen (s. Ontogenese), könnten Weibchen deshalb Männchen mit mehr Flecken bevorzugen. Größere Männchen könnten z.B. bessere Laichplätze oder ungestörteres Laichen garantieren.

Diese Hypothese wurde in einem Experiment überprüft:

Zwei Männchen von unterschiedlicher Größe wurden den Weibchen geboten. Das größere Männchen hatte keine Flecke, das kleinere dagegen hatte Flecke. Können die Flecke die mangelnde Größe kompensieren?

3.3.6.1. Versuchsbeschreibung

Die Versuchsanordnung war die gleiche wie im Befruchtungsraten-Experiment. In jede Hälfte eines 400 l Beckens wurden 6 Weibchen eingesetzt. In eine Hälfte kam ein Männchen ohne Flecke, das 30% größer war als der Durchschnitt aller Weibchen; in die andere Hälfte ein Männchen mit 2 Flecken, das in etwa gleich groß war wie der Durchschnitt der Weibchen. Nach 2 Monaten wurden die Weibchen zwischen den Männchen ausgetauscht. Nach 4 Monaten wurde der Versuch beendet.

3.3.6.2. Ergebnis

Im gesamten Versuchszeitraum kamen nur 9 Gelege vor. Vier davon wurden mit dem kleineren Männchen mit Flecken und fünf mit dem größeren Männchen ohne Flecke abgelegt (Tabelle 15).

	Anzahl Gelege von je 6 Weibchen vor Tausch nach Tausch		Anzahl Gelege pro Weibchen und Monat
1 Männchen groß ohne Flecke	2	3	0.21
1 Männchen klein mit Flecken	3	1	0.16

Tabelle 15: Vergleich der Gelegezahlen pro Weibchen und Monat als Maß für den Fortpflanzungserfolg der Männchen im Größen-Experiment.

3.3.6.3. Folgerung

Beide Männchen waren für die Weibchen ziemlich unattraktiv. Das eine möglicherweise aus Mangel an Größe, das andere aus Mangel an Flecken. Die Stichprobe ist zwar sehr klein, dennoch ist die Tendenz zu erkennen, daß Eiflecke mangelnde Körpergröße kompensieren könnten.

3.3.7. Welche Rolle spielt die Balz?

3.3.7.1. Experimente mit einseitig verspiegelten Folien

(Einwegfolien-Experimente)

Um die Rolle der Balz bei der Stimulation der Weibchen zur Eiablage oder Eiproduktion zu überprüfen, wurden einseitig verspiegelte Folien benutzt, die isolierten Weibchen erlaubten, die Männchen zu sehen, aber nicht umgekehrt. Es sollte getestet werden, ob die Männchen mit den Flecken die Weibchen auch dann stimulieren, wenn sie diese nicht anbalzen und keine chemischen oder taktilen Signale übertragen können.

3.3.7.1.1. Versuchsbeschreibung

Für diese Versuche wurden Becken benutzt, die durch eine Glastrennscheibe in zwei gleich große Hälften von je 30 l Inhalt geteilt waren. Die beiden Hälften waren durch separate Filter chemisch voneinander getrennt. In jedes dieser Becken wurde eine Glasscheibe, die mit einseitig verspiegelter Folie (TESA Sonnenschutz-Folie) bezogen war, vor die Trennscheibe gestellt. Durch Lichtdifferenz zwischen den Beckenhälften wurde erreicht, daß die Fische zwar von rechts nach links, nicht aber umgekehrt durchsehen konnten. In jede linke Hälfte wurde ein einzelnes Weibchen eingesetzt, in jede rechte ein Männchen. In 6 von 12 Becken kamen Männchen mit Flecken, in die anderen Männchen ohne Flecke. Sechs Weibchen konnten so ein Männchen mit und sechs ein Männchen ohne Flecke sehen, während die Männchen nur ihr Spiegelbild sehen konnten. Das Verhalten der Männchen wurde beobachtet und für jedes ein 10-minütiges Protokoll geführt, in dem die Verhaltensweise "Flossenspreizen" (= lateral display, s. BAERENDS & BAERENDS VAN ROON 1950) auf einer Strichliste notiert wurde. Nach einem Monat wurden die Männchen zwischen den Weibchen ausgetauscht, so daß diejenigen Weibchen, die zuerst ein Männchen mit Flecken sahen, nun ein Männchen ohne Flecke vor sich hatten und umgekehrt.

3.3.7.1.2. Ergebnis

Die Männchen verhielten sich meist sehr aggressiv gegenüber ihrem Spiegelbild und drohten es häufig an. Die mittlere Häufigkeit der Verhaltensweise "Flossenspreizen" in 10 min betrug 14.2 ($s = 2.5$, $N = 12$).

Es zeigte sich in der Gelegehäufigkeit der Weibchen zwar kein Unterschied, ob sie ein Männchen mit Flecken oder ohne Flecke sehen konnten (Tabelle 16), jedoch war die Stichprobe sehr klein. Einige Weibchen legten in beiden Situationen ein Gelege, andere hatten nie Eier im Maul.

	Anzahl Gelege von je 1 Weibchen vor Tausch nach Tausch		Anzahl Gelege pro Weibchen und Monat
6 Männchen mit Flecken	3	4	$\bar{x} = 0.58$
6 Männchen ohne Flecke	3	3	$\bar{x} = 0.50$

Tabelle 16: Vergleich der Gelegezahlen pro Weibchen und Monat als Maß für den Fortpflanzungserfolg der Männchen im Balz-Experiment I.

Der Fortpflanzungserfolg der Männchen war erstaunlich hoch und für beide Typen nahezu gleich.

3.3.7.1.3. Folgerung

Isolierte Weibchen, die ein angreifendes Männchen sehen können, werden von Männchen mit Flecken scheinbar nicht mehr zur Eiablage stimuliert als von Männchen ohne Flecke. Die Flecken spielen

möglicherweise keine Rolle, wenn keine Balz gezeigt wird.

Welche Rolle spielen aber die Flecke, wenn die Weibchen balzende Männchen sehen können?

3.3.7.2. Experimente ohne Folie (Balz-Experimente)

Um diese Frage zu klären, wurde der vorangegangene Versuch ohne die Einwegscheiben fortgesetzt.

3.3.7.2.1. Versuchsbeschreibung

Für diesen Versuch wurden die Einwegscheiben entfernt, so daß die Männchen nun auch die Weibchen sehen konnten. Auch hier wurden die Weibchen nach einem Monat zwischen den Männchen ausgetauscht.

Das Balzverhalten der Männchen wurde beobachtet und außerdem bei allen 12 Männchen an einem Tag ein 10-minütiges Strichlisten-Protokoll durchgeführt, wie häufig die Verhaltensweise "Flossenspreizen" vorkam.

3.3.7.2.2. Ergebnis

Die Männchen zeigten in dieser Situation so gut wie kein Balzverhalten. Die Verhaltensweise "Flossenspreizen" kam in 10 min im Mittel nur 1.9 mal vor ($s = 1.6$, $N = 12$). Ihre Gesamtaktivität war im Gegensatz zum ersten Versuch sehr gering. Die Männchen machten während der ganzen Zeit einen allgemein lethargischen Eindruck. Insgesamt kamen nur 3 Gelege vor; zwei davon bei Männchen mit und eines bei einem Männchen ohne Flecke (Tabelle 17).

	Anzahl Gelege von je 1 Weibchen vor Tausch nach Tausch		Anzahl Gelege pro Weibchen und Monat
6 Männchen mit Flecken	1	1	$\bar{x} = 0.16$
6 Männchen ohne Flecke	1	0	$\bar{x} = 0.08$

Tabelle 17: Vergleich der Gelegezahlen pro Weibchen und Monat als Maß für den Fortpflanzungserfolg der Männchen im Balz-Experiment II.

3.3.7.3. Zusammenfassende Folgerung

Isolierte Weibchen werden von lethargischen Männchen, ob mit oder ohne Flecke, nicht zur Eiablage stimuliert. Die Versuchsbedingungen waren für die Fragestellung ungeeignet. Die Weiterführung dieser Versuchsreihe mit isolierten Weibchen wurde daher aufgegeben.

3.3.8. Weitere Hypothesen zur Funktion der Analflossenflecke und ihre Überprüfung

In weiteren Experimenten wurden zwei Hypothesen zur Funktion der Analflossenflecke aufgestellt:

1. Die Flecke dienen der Erkennung des arteigenen Geschlechts-
partners (Partner-Erkennungs-Hypothese).
2. Die Flecke stellen ein sexuelles Signal dar, welches auf Weibchen
attraktiv wirkt (Hypothese des sexuellen Signals).

3.3.8.1. Überprüfung der Partner-Erkennungs-Hypothese

3.3.8.1.1. Versuchsbeschreibung

Ein 400 l Becken wurde durch eine PVC-Platte halbiert. In jede Beckenhälfte wurden 6 möglichst gleich große Weibchen eingesetzt. Den Weibchen wurde ein artfremdes Männchen (*Haplochromis squamipinnis*) mit Flecken und ein arteigenes Männchen, dem die Flecke künstlich entfernt worden waren, in getrennten Beckenhälften geboten. Die Art *H. squamipinnis* zeigt im Bezug auf Größe, Farbe und Form der Analflossenflecke keine erkennbaren Unterschiede zu *H. elegans*.

Jeden Tag wurde kontrolliert, ob ein Weibchen Eier im Maul hatte. Nach 2 Monaten wurden die Weibchen zwischen den Männchen ausgetauscht; nach 4 Monaten wurde der Versuch beendet.

3.2.8.1.2. Ergebnis

Beobachtungen während des Versuchs zeigten, daß das artfremde Männchen keine Laichgrube anlegte und auch nie Balzverhalten zeigte. Das eigene Männchen zeigte intensive Balzfärbung. Im gesamten Versuchszeitraum kamen bei dem artfremden Männchen nur 2 Gelege vor, die beide unbefruchtet waren, während es bei dem arteigenen Männchen ohne Flecke 10 Gelege gab (Tabelle 18).

	Anzahl Gelege von je 6 Weibchen vor Tausch nach Tausch		Anzahl Gelege pro Weibchen und Monat
1 arteigenes M. ohne Flecke	7	3	$\bar{x} = 0.42$
1 artfremdes M. mit Flecken	2	0	$\bar{x} = 0.08$

Tabelle 18: Vergleich der Gelegezahlen pro Weibchen und Monat als Maß für den Fortpflanzungserfolg der Männchen im Partner-Erkennungs-Experiment.

3.3.8.1.3. Folgerung

Die Flecke dienen nicht der Erkennung des arteigenen Geschlechtspartners. Weibchen erkennen ihre Geschlechtspartner auch ohne das Signal (s. auch Befruchtungsraten-Experiment).

3.3.8.2. Überprüfung der Hypothese des sexuellen Signals

3.3.8.2.1. Versuchsbeschreibung

Zehn Weibchen und zwei Männchen, die ca. 20% größer waren als die Weibchen, wurden in einem 400 l Becken gehalten. Beide Männchen hatten ursprünglich 4 Flecke. Bei einem Männchen wurden 3 Flecke vom distalen Ende der Anals entfernt. Für das Experiment wurde die schon beschriebene Konstruktion aus zwei Plexiglasplatten mit verstellbaren Löchern (s. Ortspräferenz der Weibchen) benutzt, um das Becken zu halbieren. Die Lochgröße war auf das größte Weibchen eingestellt, so daß sich die Weibchen zwischen den beiden Beckenhälften frei bewegen konnten. Die Männchen waren dagegen je auf eine der beiden Hälften beschränkt, da sie nicht durch die Löcher paßten. In jeder Hälfte befand sich ein halbiertes Blumentopf. Täglich wurde kontrolliert, ob ein Weibchen Eier im Maul hatte.

Mit welchem Männchen ein Weibchen gelaicht hatte, wurde diesmal mit Hilfe von schwarzem und weißem Sand, der in je einer Beckenhälfte ausgestreut wurde, festgestellt (s. Spezielle Methoden). Die Männchen wurden nach einem Monat zwischen den Beckenhälften ausgetauscht. Nach zwei Monaten war der Versuch beendet.

3.3.8.2.2. Ergebnis

Beide Männchen waren intensiv balzgefärbt und hatten eine Laichgrube ausgehoben. Es kamen insgesamt 13 Gelege vor, die alle mit dem Männchen mit 4 Flecken abgelaicht wurden.

Der Fortpflanzungserfolg des Männchens mit 4 Flecken war besonders hoch (Tabelle 19), wie man im Vergleich zum durchschnittlichen Erfolg von Männchen mit 2 - 3 Flecken (Tabelle 11) feststellen kann.

	Anzahl Gelege von 10 Weibchen vor Tausch nach Tausch		Anzahl Gelege pro Weibchen und Monat
1 Männchen mit 4 Flecken	6	7	$\bar{x} = 0.65$
1 Männchen mit 1 Fleck	0	0	$\bar{x} = 0.0$

Tabelle 19: Vergleich der Gelegezahlen pro Weibchen und Monat als Maß für den Fortpflanzungserfolg der Männchen im Eifleck-Anzahl-Wahl-Experiment.

3.3.8.2.3. Folgerung

Da der Unterschied in den Gelegezahlen weder auf unterschiedliche Größe noch auf unterschiedliche Balz zurückzuführen sein kann, wurde aus diesem eindeutigen Ergebnis geschlossen, daß es sich bei den Flecken um ein sexuelles Signal handelt, das auf die Eiablage der Weibchen stimulierend wirkt. Die Anzahl der Flecke ist ein Kriterium für die Attraktivität eines Männchens.

3.3.9. Wirkung von Flecken auf der Dorsalflosse

Bei einem Männchen traten während der Versuchszeit Flecke auf der Dorsale auf, die denen der Anale in Form und Größe sehr ähnlich waren. Diesem Männchen wurden die Analflossenflecke entfernt, um zu testen, ob die Dorsalflossenflecke die gleiche Wirkung auf die Weibchen haben, wie die Flecke auf der Anale.

3.3.9.1. Versuchsbeschreibung

Für dieses Experiment wurde die bereits beschriebene Plexiglasplatten-Konstruktion benutzt, um den Weibchen die Wahl zwischen zwei territorialen Männchen zu bieten. Zehn Weibchen und zwei Männchen wurden eingesetzt. Die Männchen konnten nicht durch die Löcher in der Platte hindurchschwimmen, da sie ca. 20% größer waren als die Weibchen. Beiden Männchen wurden die Analflossenflecke entfernt, aber das eine Männchen besaß 3 Flecke in der Rückenflosse. Es wurde zunächst in die linke Beckenhälfte und nach einem Monat in die rechte Beckenhälfte eingesetzt. Täglich wurde kontrolliert, ob ein Weibchen inkubiert hatte. Mit welchem Männchen ein Weibchen gelaicht hatte, wurde wieder mit verschiedenen Sandsorten (s. Spezielle Methoden) festgestellt. Nach 2 Monaten wurde der Versuch beendet.

3.3.9.2. Ergebnis

Das Ergebnis ist in Tabelle 20 zusammengefaßt. Innerhalb der 2-monatigen Versuchszeit kam beim Männchen mit den Dorsalflossenflecken nur ein einziges Gelege vor, beim Männchen ohne Flecke kamen 4 Gelege vor.

	Anzahl Gelege von 10 Weibchen vor Tausch nach Tausch		Anzahl Gelege pro Weibchen und Monat
1 Männchen mit 3 Flecken auf Dorsale	0	1	$\bar{x} = 0.05$
1 Männchen ohne Flecke auf Dorsale	3	1	$\bar{x} = 0.20$

Tabelle 20: Vergleich der Gelegezahlen pro Weibchen und Monat als Maß für den Fortpflanzungserfolg der Männchen im Dorsalflossenfleck-Experiment.

3.3.9.3. Folgerung

Die Dorsalflossenflecke dieses Männchens hatten scheinbar keine stimulierende Wirkung auf die Weibchen.

3.3.10. Wirkung der Flecke auf Männchen

In diesem Experiment wurde die Wirkung der Analflossenflecken auf Männchen überprüft. Außer der Funktion, Weibchen zur Eiablage zu stimulieren, wäre auch eine Signalwirkung auf Geschlechtsgenossen denkbar. Zum einen könnten sich Männchen untereinander durch die Flecke zu erkennen geben, zum anderen könnten die Männchen aus der Anzahl der Flecke Rückschlüsse auf die Stärke eines potentiellen Gegners ziehen.

3.3.10.1. Versuchsbeschreibung

Neun Männchenpaare wurden ausgewählt, die jeweils innerhalb des Paares in Größe und Gewicht möglichst genau übereinstimmten. Vor dem ersten Test stimmten sechs Paare auf einen mm genau überein, drei wichen um 1 - 2 mm voneinander ab. Zwischen den Männchenpaaren gab es dagegen erhebliche Unterschiede: die Männchen des kleinsten Paares waren beide 54 mm, die größten 78 und 79 mm groß.

Einem der beiden Männchen eines Paares wurden die Flecke mittels der Gefrierbrand-Methode entfernt, dem anderen eine Stelle an der Caudalis ebenso behandelt. Alle Männchen wurden vor und zwischen den Tests in 30 l Becken isoliert, in denen ihnen ein halbiertes Blumentopf als Unterschlupf diente. Sobald die Flecke des einen vollständig verschwunden waren, wurden die beiden Männchen gleichzeitig in ein 200 l Becken eingesetzt, in dem es nur einen halbierten Blumentopf als Unterschlupf gab. In diesem Becken blieben die Männchen 1 - 4 Tage, bis ein Fisch eindeutig das Territorium übernommen hatte. Dies war gegeben, wenn innerhalb der täglichen 15-minütigen Beobachtungszeit immer nur einer der beiden Fische Zugang zum Unterschlupf hatte und den anderen aus seiner Nähe verjagte. Dieser Fisch wurde als dominant bezeichnet.

Nach diesem ersten Test wurden die Männchen in die 30 l Becken zurückgesetzt. Nun wurde 6 - 10 Wochen abgewartet, bis das eine Männchen seine Flecke wieder vollständig regeneriert hatte. Dann wurden dem anderen Männchen die Flecke entfernt. Waren diese vollständig verschwunden, so wurde der gleiche Test mit den gleichen Männchen wiederholt, nur daß beim zweiten Mal das Männchen mit Flecken nun ohne Flecke war und umgekehrt. Bei diesem Wiederholungstest stimmten die Größen und Gewichte der Männchenpaare nicht mehr so gut überein wie beim ersten Test, da die Fische inzwischen unterschiedlich schnell gewachsen waren ($\bar{x} = 70.4$ mm). Zwei Paare stimmten noch auf 1 mm genau überein, sechs wichen um 1 - 4 mm voneinander ab.

Versuch 1 konnte nicht wiederholt werden, da eines der beiden Männchen gestorben war. In Versuch 3 starb ein Männchen während des Tests. Versuch 4 wurde nach einer Woche abgebrochen, da sich bis

dahin noch kein Männchen eindeutig als dominant erwies. Die Testfische wurden immer vor und nach den Tests gemessen und gewogen. Werte unter 0.1 mg wurden wegen des Meßfehlers nicht in die Auswertung einbezogen.

3.3.10.2. Ergebnis

Die Flecke haben offensichtlich keinen Einfluß darauf, ob ein Männchen dominant wird (Abb. 10). Männchen mit Flecken wurden nicht häufiger dominant als Männchen ohne.

In 6 von 7 Versuchen, in denen die gleichen Männchen wiederholt getestet wurden, wurde der selbe Fisch dominant wie beim ersten Mal, ganz gleich ob er jetzt oder vorher Flecke hatte. Die Männchen könnten sich beim zweitenmal wiedererkannt haben. Dies ändert jedoch nichts am Ergebnis, denn auch bei der ersten Begegnung hatten die Flecken keinen Einfluß.

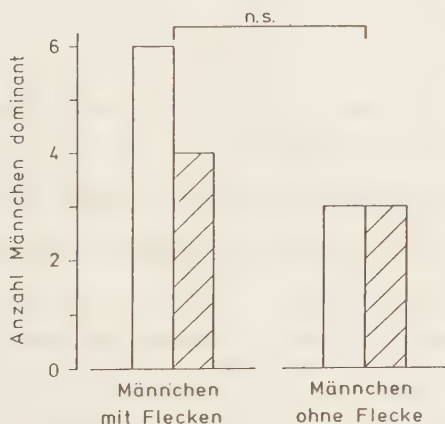


Abb. 10: Vergleich von Männchen mit Flecken und ohne Flecke im Männchen-Dominanz-Experiment. Die schraffierten Säulen stehen für die Wiederholungsversuche.

Die Dominanz hing von nur sehr geringen Größen- und/oder Gewichts-differenzen ab. In 13 von 15 Fällen wurden die größeren bzw. schwereren Männchen dominant (Abb. 11, Vorzeichentest, $p < 0.02$, zweiseitig).

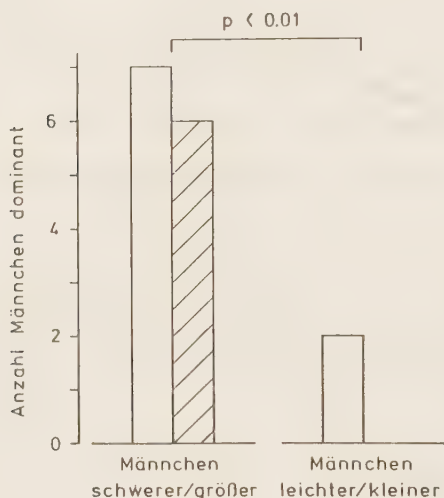


Abb. 11: Vergleich von größeren/schwereren und kleineren/leichteren Männchen im Männchen-Dominanz-Experiment.

Die Größenunterschiede lagen zwischen 1 und 4 mm, die Gewichtsunterschiede zwischen 0.21 und 1.42 g. Die schwereren Fische waren um 4 - 14% schwerer als die leichteren ($\bar{x} = 7.8$, $s = 3.27$, $N = 13$). In Versuch 4 war ein Männchen schwerer, das andere aber größer. Keines von beiden wurde innerhalb der ersten Woche dominant. Die Männchen, die dominant wurden, nahmen im Versuchszeitraum mehr an Größe und/oder an Gewicht zu als die subdominanten (Vorzeichentest, $p < 0.01$, zweiseitig). Sie waren auch im Wiederholungsversuch die von vornherein größeren bzw. schwereren.

3.3.10.3. Folgerung

Für Männchen untereinander haben die Flecke keinen Einfluß auf den Ausgang von territorialen Auseinandersetzungen. Dieses Ergebnis steht scheinbar im Widerspruch zu einem Ergebnis der Ontogenese-Untersuchung, das auf einen Effekt der Eiflecken hindeutet. Dort wurde gezeigt, daß Männchen, die ihren ersten Eifleck als zweite, dritte oder vierte bekamen, immer größer sind als Männchen, die ihren ersten Eifleck als erste bekamen. Möglicherweise ist dieser Effekt bei adulten kämpfenden Männchen, die sich schon anhand der im männlichen Kampfverhalten typischen Körperfärbung als Geschlechts-genossen erkennen, nicht mehr vorhanden.

3.3.10.4. Diskussion über die Voraussagbarkeit des Gewinners von Männchen-Kämpfen

Die Dominanz wird schon durch sehr geringe Größen- oder Gewichtsunterschiede bestimmt. Zu diesem Ergebnis kommt auch BARLOW et al. (1986) in seinen sogenannten Langzeitversuchen, in denen es für die Männchen darum geht, eine Ressource (z.B. ein Territorium) zu verteidigen. Im Gegensatz dazu würde nach BARLOW et al. das Gewicht eines Fisches keine Rolle spielen, wenn sich die Konkurrenten um die Eroberung eines unbesetzten Territoriums streiten (sogenannter Kurzzeitversuch), da dann Kosten und Nutzen für beide Männchen hoch sind und jeder viel wagt.

Meine Ergebnisse decken sich mit denen von BARLOW et al., wenn man annimmt, daß einer der Fische nach 1 - 4 Tagen territorial geworden ist und von da an seine Ressource verteidigt (Langzeitversuch).

Fragt man sich aber, wie er dazu gekommen ist, territorial zu sein, so gelten in meinem Versuchsansatz die Bedingungen des Kurzzeitversuchs d.h. die Männchen kämpfen um ein unbesetztes Territorium. In diesem Fall dürfte nach BARLOW et al. nicht immer das schwerere Männchen gewinnen, sondern dasjenige, das mehr riskiert, wobei diese Risikobereitschaft eine individuelle, angeborene Komponente sein soll.

Wenn aber, wie in meinem Versuch, immer der größere und/oder schwerere Fisch zu Beginn der Auseinandersetzung das Territorium gewinnt, dann folgt daraus, daß dieser im Weiteren auch das größere Risiko eingehen sollte, da er nun seine Ressource verteidigt. So lassen sich also Risikobereitschaft und Körpergröße bzw. Körpergewicht nicht getrennt betrachten. In dieser Hinsicht stehen meine Ergebnisse zu denen von BARLOW et al. im Widerspruch.

4. DISKUSSION

4.1. Stellungnahme zu WICKLERs Hypothese

Eine der von WICKLER (1962) angenommen Funktionen der Eiflecke konnte für *H. elegans* zurückgewiesen werden. Die Eiflecke dienen nicht der Maximierung der Befruchtung, da Männchen mit den Flecken nicht besser befruchten als Männchen ohne die Flecke. Wenn man sich vorstellt, in welchem Übermaß die Spermien zur Anzahl der Eier vorhanden sind, ist das nicht sehr erstaunlich. Eventuelle Strömungen im Wasser, die die Spermien verdriften könnten, sind vermutlich in der Laichgrube, in deren tiefsten Punkt gelaicht wird, nicht vorhanden. Wahrscheinlich wird die Laichgrube gerade zu diesem Zweck vom Männchen gebaut. Außerdem haben auch Weibchen ein großes Interesse an der Befruchtung ihrer Eier. Maulbrüterweibchen, die nur wenige aber sehr energiereiche Eier legen, brauchen vermutlich nicht zur Spermienaufnahme gewissermaßen "überlistet" zu werden.

Die zweite Funktion, die WICKLER in den Eiattrappen sah, nämlich die der Weibchen-Anlockung, wurde bestätigt. Männchen mit Eiflecken wurden von den Weibchen bevorzugt aufgesucht. Diese Bevorzugung bestimmter Männchen ist möglicherweise eine Folge der hohen Investition der Weibchen in Eier und Maulbrutpflege. Nur Männchen, die ein ungestörtes Laichen garantieren können und den Nachkommen möglicherweise die besten Anlagen für Überleben und erfolgreiche Fortpflanzung vererben, werden gewählt. Männchen könnten diese Qualitäten durch die Anzahl ihrer Eiflecke signalisieren. Die Anzahl der Eiflecke ist mit der Körpergröße korreliert und diese mit der Dominanz der Männchen. Wie gezeigt wurde, ziehen Weibchen Männchen

mit vielen Eiflecken solchen mit wenigen vor.

4.2. Alternative Hypothese

Männchen mit Eiflecken bekamen von den Weibchen mehr als doppelt so viele Gelege wie Männchen ohne Flecke. Dies liegt nicht daran, daß Weibchen bei Männchen mit Flecken mehr Gelege produzieren, bzw. die Eier schneller reifen.

Maulbrüterweibchen sind durch den Verlust der Paarbindung nicht auf die Synchronisation mit dem Partner angewiesen und ovulieren im Gegensatz zu den Substratbrüterweibchen unabhängig von den Partnerreizen (WICKLER 1962). Sie legen aber die Eier nur mit sexuell attraktiven Männchen ab. Eiflecke sind also Abblausauslöser.

4.3. Freilandsituation

Weibchen suchen nur dann Männchen mit Eiflecken auf, wenn sie abblausbereit sind. Sonst bevorzugen sie Aufenthaltsorte ohne Männchen. Das könnte daran liegen, daß sich Männchen nicht abblausbereiten Weibchen gegenüber sehr aggressiv verhalten.

Wahrscheinlich kommen im Freiland Männchen und Weibchen nicht am selben Ort vor. Von verwandten Arten ist bekannt, daß Weibchen nur dann in die Männchengebiete kommen, wenn sie abblausbereit sind.

Männchen bilden Kolonien, wo sie in benachbarten Laichgruben (= Balzarena) um die ankommenden Weibchen konkurrieren (KIRCHSHOFER 1953). *H. burtoni* und *H. wingatii* Weibchen wechseln regelmäßig zwischen den einzelnen Eiportionen des Männchen (WICKLER 1962). Auch dies kann als eine Strategie des Weibchens, die Überlebenschancen ihrer Nachkommenschaft zu erhöhen angesehen werden, denn sie erhöht

die genetische Variabilität und damit die Flexibilität der Anpassung auf sich verändernde Umwelt wie z.B. Krankheitserreger (HAMILTON 1982).

4.4. Die Rolle der Balz

Der Erfolg eines Männchens hängt außer von seiner optischen Attraktivität vermutlich auch von seinem Balzverhalten ab. Die Ergebnisse der beiden Balz-Experimente müssen aber mit Vorsicht interpretiert werden, da die Stichproben sehr gering waren. Die Bewegungsweisen von Kampfverhalten und Abbläuen sind bei Maulbrütern einander sehr ähnlich (ALBRECHT 1966). Auch die Verhaltensweise "Flossenspreizen" tritt sowohl in sexuellem wie agonistischen Kontext auf (CARLSTEAD 1983; BAERENDS 1984). Die Weibchen könnten die Aggression der Männchen, die keinerlei Verletzung verursacht, als Balz mißverstehen, da sie keine chemischen oder taktilen Reize empfangen, die die Information vervollständigen. So könnte man auch ihr extrem seltenes Legen bei den lethargischen Männchen verstehen. Es wäre auch möglich, daß aktive Männchen attraktiver sind als inaktive.

4.5. Eigener hypothetischer Erklärungsansatz

Die Ergebnisse der Experimente ließen sich mit folgender hypothetischen Erklärung für Funktion und Entstehung der Eifleckchen vereinbaren:

Die Eiattrappen dienen dazu, die Weibchen anzulocken und die Wahrscheinlichkeit für die Eiablage zu erhöhen.

Zu den Attrappen kommen vermutlich andere optische Signale, die die

Ablaichwahrscheinlichkeit erhöhen. Von vielen Maulbrüterarten ist bekannt, daß die Weibchen, wenn sie ein Männchen durch eine Scheibe nur sehen können, Eier ablaichen und ins Maul aufnehmen, während sie ohne Sichtkontakt zu einem Männchen nie oder nur sehr selten ablaichen. Die optische Präsenz eines Männchens ist also für die Ablaichauslösung nötig. Diese beinhaltet selbstverständlich nicht nur die Eiattrappen, sondern ebenso Prachtkleid und Balzverhalten des Männchens.

Da die Weibchen Männchen mit Eiattrappen vorziehen, sind diejenigen Männchen im Vorteil, die diese attraktiven Signale aufweisen können. Dabei sind Männchen mit vier Attrappen attraktiver als Männchen mit nur einer.

Die Entstehung dieses Signals wäre folgendermaßen denkbar:

Bei den Substratbrütern, von denen die Maulbrüter abstammen, lösen unter anderem Brutobjekte (= Eier) Brutpflegebereitschaft aus (KUENZER & PETERS 1974). Dieser Mechanismus funktioniert bei Maulbrütern nicht. Mit dem Selektionsdruck auf immer schnellere Eiaufnahme nach dem Ablaichen wird ein anderer Mechanismus für die Brutpflege-Auslösung nötig. Möglicherweise hatten aber bei einer hypothetischen Ur-Maulbrüterart Eier ihre Signalwirkung als Brutobjekte noch nicht verloren und eiähnliche Strukturen deshalb eine attraktive Wirkung.

Die Eiattrappen könnten ritualisierte Brutpflegeobjekte darstellen, die als Katalysator zur Induktion von Ablaichbewegungen bei Maulbrüterweibchen dienen. Zu dieser Hypothese passen folgende Beobachtungen von MROWKA (1982) an *P. multicolor*:

- Die Umstimmung des Weibchens von der Freß- zur Brutpflegebereitschaft ist allein an die Laichbewegungen des Weibchens

gebunden.

- Die Funktion des Männchens besteht nur in der Bereitstellung der Auslösereize für die Abtaichbewegungen des Weibchens.

Die Eiattrappen könnten auch schon vor der Eiablage die Umstimmung des Weibchens verstärken und so die schnellere Eiaufnahme nach dem Abtaichen ermöglichen, was einen besseren Schutz vor Eiräubern bedeutet. Gleichzeitig könnten die Eiattrappen auch dazu geführt haben, daß die Brutpflegeintention der Weibchen so stark erhöht wurde, daß sie die Brutpflege schließlich allein übernahmen. Dies ermöglichte den Männchen mit mehreren Weibchen abzutaichen (Polygynie), was ihren Fortpflanzungserfolg erhöhte, führte aber auch zu einem Konkurrenzkampf unter den Männchen, der wiederum durch sexuelle Selektion die vermehrte und verbesserte Ausbildung von attraktiven Signalen nach sich zog (DARWIN 1871).

Die sexuelle Selektion wird in diesem Fall durch die Wahl der Weibchen initiiert. Im Sinne des "runaway principle" wird dann das Merkmal, das Vorteile für seinen Träger bringt, weiterentwickelt (FISHER 1958; HARVEY & ARNOLD 1982). Diese sexuelle Selektion richtet sich nicht auf ein arbiträres Merkmal und ist auch bestimmt kein "handicap" (ZAHAVI 1975), sondern sie richtet sich auf ein Merkmal, das ursprünglich durch die natürliche Selektion bevorteilt wurde. So könnten also die Eiattrappen eines der seltenen Beispiele darstellen, wo sich die sexuelle Selektion direkt aus der natürlichen Selektion ableiten ließe.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Die Eiflecke sind auffallende, gelbe Punkte in der Analflosse der Männchen vieler *Haplochromis*-Arten, die nach WICKLER (1962) Eiattrappen darstellen und deshalb ein Beispiel für innerartliche Mimikry sind. Sie sollen dazu dienen, die Weibchen anzulocken und die Befruchtungsrate der Männchen zu maximieren. Die Weibchen schnappten nach den vermeintlichen Eiern und nahmen dabei die Spermien ins Maul auf, wo die Eier befruchtet würden.

In dieser Arbeit wurde nicht der Signalinhalt untersucht, sondern die Funktion des Signals. Experimente mit *Haplochromis elegans*, einer endemischen Art aus Lake George, konnten zeigen, daß die Befruchtungsrate von Männchen mit Eiflecken nicht höher war als von Männchen, denen die Eiflecke durch einen Gefrierbrand (HERT 1986) künstlich entfernt wurden. Die Männchen mit Eiflecken hatten von den gleichen Weibchen im gleichen Zeitraum jedoch mehr als doppelt so viele Gelege. Durch Abstreifen der Weibchen wurde festgestellt, daß Weibchen bei Männchen mit Eiflecken nicht mehr Eier produzieren, sondern nur bereits produzierte häufiger ablaichen. Daraus wurde geschlossen, daß die Eiflecke dazu dienen, die Weibchen zum Ablaichen zu stimulieren. Sie dienen als Ablaichauslöser. Die Weibchen zeigten außerdem eine Bevorzugung für Männchen mit Eiflecken. Die Flecke haben also schon während der Balz eine attraktive Wirkung auf Weibchen. Die Balz selbst und auch die Dominanz eines Männchens spielten dabei eine wichtige Rolle. Entscheidend für den Fortpflanzungserfolg eines Männchens war aber auch die Anzahl der Eiflecke.

Auf den Ausgang von Männchenkämpfen wirkten sich die Eiflecke nicht aus.

Eiflecke könnten durch sexuelle Selektion aus einem ursprünglichen Signal der Brutpflegeauslösung entstanden sein, das in seiner ursprünglichen Bedeutung von der natürlichen Selektion bevorteilt wurde.

In der vorangestellten Untersuchung zur Ontogenese der Eiflecke wurden morphologische Daten gewonnen und die Frage untersucht, ob die Eiflecke bei der Entstehung der Territorialität eine Rolle spielen.

Parallel zu den Experimenten wurde eine Kartei von Arten mit Analflossenflecken erstellt und versucht, dieses Merkmal mit Form und Farbe der Eier, dem Lebensraum der Fische und der Brutweise zu korrelieren, sowie nach einem systematischen Kriterium gesucht, das die Arten mit Eiflecken untereinander verbindet.

6. LITERATURVERZEICHNIS

ALBRECHT, H. (1966):

Zur Stammesgeschichte einiger Bewegungsweisen bei Fischen,
untersucht am Verhalten von *Haplochromis* (Pisces, Cichlidae).
Z. Tierpsychol. 23, 270-302

AXELROD, H.R. & W.E. BURGESS (1976):

African cichlids of Lakes Malawi and Tanganyika. T.F.H. Publ. Inc.
Neptun City New Jersey, USA

BAERENDS, G.P. (1984):

The organization of the pre-spawning behavior in the cichlid fish
Aequidens portalegrensis (Hensel). Neth. J. Zool. 34, 233-366

BAERENDS, G.P. & J.M. BAERENDS-VAN-ROON (1950):

An introduction to the study of ethology of cichlid fishes.
Behaviour Suppl. I, 1-243

BALON, E.K. (1977):

Early ontogeny of *Labeotropheus* Ahl, 1927 (Mbuna, Cichlidae, Lake
Malawi), with a discussion on advanced protective styles in fish
reproduction and development. Env. Biol. Fish. 2, 147-176

BARLOW, G.W., ROGERS, W. & N. FRALEY (1986):

Do midas cichlids win through prowess or daring - it depends.
Behav. Ecol. 19, 1-8

BARTMANN, W.D. (1968):

Die Maulbrutpflege bei Buntbarsch-Weibchen (Cichlidae, Teleostei)

und ihre endokrinologischen Grundlagen. Diss.Univ. Frankfurt / Main

BELL,G.R. (1964):

A guide to the properties, characteristics, and uses of some general anaesthetics for fish. Bull.Fish.Res.Board Canada 148, 1-4

BRICHARD,P. (1980):

Egg spots in Lake Tanganyika cichlids. Trop.Fish.Hobbyist Aug. 1980, 37-41

CARLSTEAD,K. (1983):

Influences of motivation on display divergences in 3 cichlid fish species (*Haplochromis*). Behaviour 83, 205-228

CRAPON DE CAPRONA,D. & B.FRITZSCH (1984):

Interspecific fertile hybrids of haplochromine cichlidae (Teleostei) and their possible importance for specification. Neth.J.Zool. 34, 503-

DARWIN,C. (1871):

The descent of man, and selection in relation to sex. 2nd. ed. John Murray, London

DUNN,I.G. (1972):

Ecological studies on the fish of Lake George, Uganda, with particular reference to the cichlid genus *Haplochromis*. Ph.D.thesis, Univ.London

FARRELL,R.K., KOGER,L.M. & L.D.WINWARD (1966):

Freeze branding of cattle, dogs and cats for identification. J.Am.Vet.Med.Assoc. 149, 745-752

FARRELL,R.K. & S.D.JOHNSTON (1973):

Identification of laboratory animals: freeze-marking. Lab.Anim.Sci.
23, 107-110

FISHER,R.A. (1958):

The genetical theory of natural selection. 2nd ed. Dover, New York

FRANKLIN,W.L. & A.A.N.ELABSY (1985):

Application of freeze-marking to wildlife in the field-prairie dogs.
Iowa St.J.R. 60, 71-75

FRYER,G. (1959):

The trophic interrelationships and ecology of some littoral
communities of Lake Nyasa with especial reference to the fishes and
discussion of the evolution of a group of rock-frequenting
Cichlidae. Proc.Zool.Soc.London 132, 153-281

FRYER,G. & T.D.ILES (1972):

The cichlid fishes of the great lakes of Africa. T.F.H.Publ.Inc.
Neptun City New Yersey, USA

GREENWOOD,P.H. (1973):

A revision of the Haplochromis and related species (Pisces:
Cichlidae) from Lake George, Uganda. Bull.Brit.Mus.Nat.Hist. 25,
139-142

GREENWOOD,P.H. (1976):

Lake George, Uganda. Publ.Trans.R.Soc.Lond.B 247, 375-391

GREENWOOD,P.H. (1981):

The Haplochromine fishes of the East African lakes. Collected papers

on their taxonomy, biology and evolution with an introduction and species index. Cornell Univ.Press, Ithaca, N.Y., USA

GWAHABA, J.J. (1975):

The distribution, population density and biomass of fish in an equatorial lake, Lake George, Uganda. Proc.R.Soc.Lond.B 190, 393-414

HADOW, H.H. (1972):

Freeze-branding: a permanent marking technique for pigmented mammals. J.Wildl.Manage. 36, 645-649

HAMILTON, W.D. (1982):

Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? Science 218, 384-386

HARVEY, P.H. & S.J.ARNOLD (1982):

Female male choice and runaway sexual selection. Nature 297, 533-534

HERT, E.M. (1986):

Freeze branding in fish, a method for eliminating color patterns at the skin surface. Ethology 72, 165-167

JACKSON, P.B.N. & T.RIBBINK (1975):

Mbuna, rock-dwelling cichlids of Lake Malawi, Africa.

T.F.H.Publ.Inc. Neptune City New Jersey, USA

KIRCHSHOFER, R. (1953):

Aktionssystem des Maulbrüters *Haplochromis desfontainesii*.

Z.Tierpsychol. 10, 297-318

KUENZER, P. & L.PETERS (1974):

Versuche zur Auslösung und Umstellung der Brutpflegephasen bei Weibchen von *Nannacara anomala* (cichlidae). Z.Tierpsychol. 35, 425-436

LAZARUS, A.B. & F.P. ROWE (1975):

Freeze-marking rodents with a pressurized refrigerant. Mammal Rev. 5, 31-34

MASHKIN, V.I. (1985):

A method of freeze-marking of mammals. J.Zool. 64, 766-768

MCFARLAND, W.N. (1960):

The use of anaesthetics for the handling and the transport of fishes. Calif. Fish Game 46, 407-431

MROWKA, W. (1982):

Untersuchungen zum Entstehen der Brutpflege-Bereitschaft des kleinen Maulbrüters *Pseudocrenilabrus multicolor* (Cichlidae, Pisces). Z.Tierpsychol. 58, 1-24

MROWKA, W. (1986):

Satiation restores brood care motivation in the female mouthbrooder *Pseudocrenilabrus multicolor* (Cichlidae). Physl. Behav. 38, 153-156

MROWKA, W. (1987a):

Oral fertilization in a mouthbrooding cichlid fish. Ethology in press

MROWKA, W. (1987b):

Egg-stealing in a mouthbrooding cichlid (*Pseudocrenilabrus multicolor*). Anim. Behav. in press

NELISSEN,M.H. (1985):

Structure of the dominance hierarchy and dominance determining group factors in *Helanochromis auratus* (Pisces, Cichlidae). Behaviour 94, 85-107

OLIVER,M.K. (1984):

Systematics of african cichlid fishes: determination of the most primitive taxon, and studies on the haplochromines of Lake Malawi (Teleostei: Cichlidae). Diss.Univ.Yale, USA

PAGE,L.M. & D.L.SWAFFORD (1984):

Morphological correlates of ecological specialization in darters. Env.Biol.Fish. 11, 139-159

PETERS,H.M. & S.BERNS (1981):

Mouth-brooding in cichlids - a study of the evolution of a behaviour pattern. Zool.Jb.Syst. 20, 18-52

REINBOTH,R. (1956):

Untersuchungen zur Maulbrutpflege von *Haplochromis multicolor* (Hilgendorf). Zool.Jb.allg.Zool. 66, 217-271

ROOD,J.P. & D.W.NELLIS (1980):

Freeze-marking mongooses. J.Wildl.Manage. 44, 500-501

SIEGEL,S. (1956):

Nonparametric statistics for the behavioural sciences. McGraw Hill, New York, London

SOKAL,R.R. & F.J.ROHLF (1981):

Biometry. Freeman and Co., San Francisco

TABORSKY, M. (1982):

Brutpflegehelfer beim Cichliden *Lamprologus brichardi*, Poll (1974):

Eine Nutzen/Kosten Analyse. Doktorarbeit, Zool.Inst.Univ.Wien

VIERKE, J. (1976):

Ein südamerikanischer Maulbrüter: *Geophagus steindachneri*. Sein

hochspezialisiertes Laich- und Brutpflegeverhalten. Aquarien-Magazin

10, 14-21

VINER, A.B. & J.R.SMITH (1973):

Geographical, historical and physical aspects of Lake George.

Proc.R.Soc.Lond.B 184, 235-270

WICKLER, W. (1962):

Zur Stammesgeschichte funktionell korrelierter Organ- und

Verhaltensmerkmale: Ei-Attrappen und Maulbrüten bei afrikanischen

Cichliden. Z.Tierpsychol. 19, 129-164

WICKLER, W. (1962a):

Haplochromis burtoni - Balz und Ablichten. Film E470/1963 des IWF

Göttingen

WICKLER, W. (1966):

Sexualdimorphismus, Paarbildung und Verstecktbrüten bei Cichliden

(Pisces: Perciformes). Zool.Jb.Syst. 93, 127-138

ZAHAVI, A. (1975):

Mate selection - a selection for a handicap. J.theor.Biol. 53,

205-214

7. DANKSAGUNG

Ich danke Herrn Prof. Wolfgang Wickler für die Überlassung und Betreuung des Themas und für die Unterstützung durch ein Stipendium der Max-Planck-Gesellschaft.

Für das leibliche Wohlergehen der Fische und für die Sauberkeit in den Aquarien sorgte während der ganzen Zeit Frau Ilse Strauß, der mein besonderer Dank gilt. Sie hat mir zuverlässig und hilfsbereit viele Dienste erwiesen.

Den Herren Dr.habil.Fritz Trillmich, Dr.habil. Heinz-Ulrich Reyer, Dr.Heribert Hofer und Dr.Walter Arnold danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Für besonders kritische Kommentare danke ich meiner ehemaligen Kommilitonin Renate Loskill.

Frau Barbara Knauer fertigte sämtliche Abbildungen und Tabellen an und übernahm auch noch die Tipparbeit. Dafür und für ihre Tips zur Aufmachung möchte ich ihr ganz herzlich danken.

Ich danke auch allen Teilnehmern an der Wickler-Teerunde für wertvolle Ratschläge und Diskussionsbeiträge während der Experimentierphase dieser Arbeit.

Für die Bereitstellung von Hard- und Software danke ich meinen Freunden Bodo und Helfried.

Meiner Freundin Ariane sei für die Überlassung ihres einsamen Hauses in Tirol gedankt, das mir während des Zusammenschreibens eine unschätzbare Hilfe war.

Schließlich möchte ich meinem Freund Bodo für seine geduldige Anteilnahme und Unterstützung herzlich danken.

LEBENS LAUF

geboren: 1. September 1957 in Regensburg

Eltern: Dr. Walter Hert, Dipl.-Chemiker

Dr. Anneliese Hert, geb. Korn, Ärztin

Schulen: 1963-1968 Volksschule der englischen Fräulein

Maria-Ward-Str., München

1968-1977 Sophie-Scholl-Gymnasium (Neusprachlicher

Zweig) München

Universitäten: 1977-1979 Studium der Biologie (Diplom) an der

Universität des Saarlandes

1979 Vordiplom

1979-1983 Hauptstudium an der Ludwigs-Maximilian-

Universität, München

1983 Diplom in den Fächern Zoologie,

Humangenetik und Psychologie

Diplomarbeit: 1981-1982 bei Herrn Prof. W. Wickler am

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,

Seewiesen

Individuelles Erkennen von Helfern durch die Eltern

bei *Lamprologus brichardi* (Cichlidae)

veröffentlicht 1985 in Z. Tierpsychol. 68, 313-325

Beginn der Dissertation: Juli 1984

